Zur Anatomie einiger Flugmuskeln mitteleuropäischer Corviden

(Mit besonderer Berücksichtigung der Ausbildung und Variabilität der Muskeln)

von

ROLF KIESEWETTER

München 1964

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41555224_0097

Aus der Zoolog.Staatssammlung, München
Direktor: Dr.W.Forster

Zur Anatomie einiger Flugmuskeln mitteleuropäischer Corviden.

(Mit besonderer Berücksichtigung der Ausbildung und Variabilität der Muskeln)

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Naturw.Fakultät der
Ludwig-Maximilians-Universität, München

vorgelegt
von
Rolf Kiesewetter
aus
Osnabrück

November 1963

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK - LEIDEN -

1. Berichterstatter: Prof. Dr. A. Kaestner
2. Berichterstatter: Prof. Dr. H. Autrum

Tag der mündlichen Prüfung: 24.6.1964

Fotodruck: Mikrokopie G.m.b.H. München 2, Weinstr. 4

Meinen lieben Eltern

in Dankbarkeit

gewidmet

Die Arbeit wurde von Herrn Dr.G.DIESSELHORST, Zoologische Staatssammlung München, angeregt, dem ich für wissenschaftliche Leitung und Durchsicht des Manuskripts danke. Für wissenschaftliche Beratung und Diskussion von Einzelfragen danke ich den Herren Prof.Dr.E.v.HOLST (†), Seewiesen, Prof.Dr.A.KAESTNER, München, Prof.Dr.Dr.H.KRIEG, München, Prof.Dr.K.LORENZ, Seewiesen und Dr.HENNING, München. Herrn Dr.R.Graf THUN, Innsbruck, danke ich für Auskunft über den Flug des Quetzals, den Herren J.BUCHBERGER, Rottach-Egern, A.DAUBNER (†), Fürstenfeldbruck, E.DILLER, München, W.HELEMANN, München, Dr.H.LÖHRL, Ludwigsburg, MODEREGGER, Rottach-Egern, MÜLLER, Moosschwaige (Freiham b.München), H.PERWANGER, Radein (Bozen), A.PESCHKE, Bruckmühl (Obb.), J.POPP, München, J.SCHEIDL, München, Dr.A.SCHIFFERLI, Sempach (Schweiz), Dr.G.STEINBACHER, Augsburg, und H.VENZL, München, für hilfreiche Unterstützung in der Beschaffung von Material.

I n h a l t

	Seite
Einleitung	7
Material u.Methodik	9
Anatomie	
M.deltoideus propatagialis	
pars longa	13
pars brevis	19
M.pectoralis thoracicus	23
M.supracoracoideus	27
M.biceps brachii	33
M.deltoideus major	
pars brevis	35
pars longa	42
M.coraco-brachialis posterior	45
Diskussion	49
Zusammenfassung	92
Literatur	93

Jeder, der Lebendiges untersucht, soll sich ständig bewußt sein, daß er es nicht mit Einzelteilen zu tun hat, auch wenn er sie für Versuchszwecke vorübergehend aus ihrer normalen Umgebung herauslöst, sondern mit plastischen, sehr bestimmten Anforderungen angepaßten Systemen.

N.TINBERGEN

Einleitung

Alle älteren anatomischen Arbeiten, die das Gebiet der deskriptiven Myologie behandeln, erschöpfen sich in der Beschreibung jeweils eines einzelnen Beispiels, ohne auf das Ausmaß der intraspezifischen Variabilität einzugehen. Auch ältere osteologische Darstellungen beschränken sich auf die vergleichende Beschreibung von Einzelfällen. Erst in neuerer Zeit untersuchten einige Autoren an osteologischem Material auch die bisher vernachlässigte intraspezifische Variabilität der anatomischen Strukturen (J.J.BAUMEL, 1953).

In der vorliegenden Arbeit werden einige Flügelmuskeln mitteleuropäischer Corviden vergleichend untersucht. Zunächst soll der Umfang der intraspezifischen Variabilität der einzelnen Muskeln so weit möglich festgelegt werden. Dann soll geprüft werden, ob zwischen den Arten überhaupt Unterschiede in der Ausbildung der untersuchten Flugmuskeln bestehen und welcher Art und Größenordnung diese Unterschiede sind, oder ob der muskuläre Apparat bei verschiedenen Arten einer Familie mit unterschiedlichen Flugtypen morphologisch völlig gleichartig ausgebildet ist. Wenn sich gesicherte Unterschiede ergeben, soll in vorsichtiger Form geprüft werden, ob sich Beziehungen zwischen der besonderen Ausbildung der Flugmuskeln und der bei den untersuchten Arten zum Teil sehr unterschiedlichen Flugweise aufzeigen lassen, oder nicht. Einzelne Arten aus anderen Familien und Ordnungen wurden zusätzlich untersucht, die teils ähnliche, teils verschiedene Flugweise besitzen wie die untersuchten Corviden. Es sollte an ihnen geprüft werden, ob sich bei gleicher Tendenz zu bestimmter Flugweise gleichartige Abänderungen des Muskelsystems erkennen lassen oder nicht. Sind weder interspezifische Unterschiede in der Ausbildung der Muskulatur, noch Beziehungen etwaiger Unterschiede zu den unterschiedlichen Flugtypen zu erkennen, so würde das darauf hinweisen, daß die zu beobachtenden auffälligen Unterschiede in der Flugweise - wie sie etwa zwischen dem wendigen Flug des Eichelhähers, dem zügigen Streckenflug der Krähen und dem vorwiegenden Segeln der Alpendohle bestehen - allein durch Proportionsunterschiede der Flugorgane zustande kommen.

Ohne eine Vorstellung der individuellen, intraspezifischen Variabilität in der Ausbildung der Muskeln zu haben, ist es nicl möglich, die Bedeutung etwaiger interspezifischer Unterschiede richtig zu beurteilen und abzuschätzen, ob ihnen eine funktionel le Bedeutung überhaupt zukommen kann. Wo sich dem Anatomen Möglichkeiten funktioneller Zusammenhänge zwischen dem Ausbildungsgrad der Muskulatur und einem bestimmten Flugtypus anzudeuten scheinen, soll auf solche Zusammenhänge hingewiesen werden. Wie vielfache Erfahrungen gezeigt haben, ist es jedoch nicht angängi aus Beziehungen, die aus der Sicht des Anatomen möglich, ja sehr wahrscheinlich aussehen, bereits auf eine feste Kausalverknüpfur der Erscheinungen zu schließen. Es können naturgemäß solche Verbindungen vorhanden sein, doch wird es stets Aufgabe der experimentellen Forschung bleiben, den Beweis hierfür zu liefern. Die anatomische Untersuchungsmethode erlaubt es nur, Möglichkeiten aufzuzeigen und Hinweise zu geben, wo kausale Beziehungen zwisch der Ausgestaltung der Muskulatur und der Flugweise bestehen mögen.

Material und Methodik

Muskelmessungen.

Untersucht wurden nur frisch-tote Vögel. Die Messung der einzelnen Muskeln erfolgte auf volumetrischem Wege. Das hierfür benutzte Gerät zeigt Abb.1. An einen Glassockel mit eingeschliffenem Stöpsel wurden 4 Glasröhren angeschmolzen, von denen zwei Meßpipetten waren (III, IV). Die Meßröhre III umfaßte einen Bereich von 1 cm^3, von dem 1/100 genau und 1/1000 annäherungsweise abgelesen werden konnte. Dagegen besaß die Pipette IV nur einen Bereich von 1/10 cm^3, sodaß sich die Meßgenauigkeit wegen der gleichen Höhe gegenüber III auf das 10fache, also auf 1/1000 cm^3 steigerte, während 1/10000 nur abzuschätzen war. Diese Meßpipette wurde für besonders kleine Muskeln verwendet. Zum besseren Verständnis sei anschließend ein Meßvorgang beschrieben.

Das Volumen des Muskels M soll bestimmt werden. Eine der beiden "Stopfröhren" (I, II) muß ausgeschaltet werden, im vorliegenden Fall sei es I. Dies geschieht auf die Weise, daß, nachdem der Volumeter mit Wasser gefüllt worden ist, I mit einer Glasröhre (V) durch einen Gummischlauch verbunden wird. Nun saugt man das Wasser bis zum Sichtbarwerden in V an und quetscht das Gummistück mit Hilfe einer Feststellschraube zusammen. Entsprechend wird mit den Meßpipetten verfahren, von denen man sich für eine entscheiden muß, es sei dies III. Daraufhin sind die Höhen der Wassersäulen von II und III festzustellen, u.zw. bei II durch Markierung des Wasserstandes mit Hilfe eines dünnen Drahtringes D, und an der Meßröhre durch Ablesen des Standes S_2. Der Muskel wird in II eingeschoben bis er völlig im Wasser untergetaucht ist, wodurch so viel Wasser verdrängt wird, wie seinem Volumen entspricht. Dies macht sich im Anstieg des Wasserspiegels in beiden Röhren bemerkbar. Durch Herunterdrücken der Flüssigkeitssäule in II auf die alte Höhe (markiert durch den Drahtring D) mit Hilfe eines Gummihütchens bekommt man sämtliches verdrängtes Wasser in die Meßröhre, wo dann der Standhöhen-Unterschied $S_4 - S_2$ ein Maß für das Muskelvolumen gibt.

Die v i e r Röhren sollen eine zweckentsprechende Kombination von "Stopfröhre" und Meßpipette ermöglichen. Denn die Meß-

genauigkeit steigt mit Annäherung des Röhrendurchmessers an den des Muskelquerschnittes, weil in diesem Fall die durch Wasserverdrängung erzeugte Säulenhöhe maximal wird, und somit die Wassermenge minimal, die innerhalb des Fehlerbereiches liegt, um eine Markierung D einzuhalten. Sehr kleine Muskeln wurden in die Meßpipette III eingeführt und in IV gemessen. Bei sehr großen Muskeln (z.B.M.pectoralis thoracicus) sind entsprechende Meßzylinder verwendet worden. Um mögliche Fehler auszuschalten, wurde stets darauf geachtet, daß dieselben Muskeln der verschiedenen Arten in demselben Gerät gemessen wurden.

2) Vergleich der Messungen.

Um bei interspezifischen Vergleichen der Muskelvolumina und anderer Maße den Einfluß der unterschiedlichen Körpergrößen der untersuchten Arten auszuschalten, wurden alle Werte auf ein Körpergewicht von 500 g umgerechnet. Als gemessenes Körpergewicht wurde das Gewicht des frischtoten Vogels, abzüglich Magen- und Darminhalt sowie anhaftendes Fett, genommen. Das Körperfett wurde nicht quantitativ extrahiert, sondern nur mechanisch entfernt. Durch die Entfernung von Fett und Inhalt des Darmtraktus wurden grobe Gewichtsfehler mit genügender Genauigkeit vermieden. Exzessiv fette Exemplare befanden sich nicht unter dem untersuchten Material.

3) Ermittlung der Gesamtflügelflächen.

Von einem normalen Individuum der betreffenden Art wurde eine Umrißzeichnung des entfalteten Flügels angefertigt und die umschlossene Fläche planimetriert (Mittelwerte aus 10 Messungen an einem Individuum). Die Abweichungen betrugen in keinem Fall mehr als 5% vom Mittel (und dies nur in einem Fall, bei Corvus corax), lagen dagegen meistens um 2-3% vom Durchschnitt. Der Unterschied zwischen der wahren Flügelfläche und der Fläche eines Rechteckes aus maximaler Flügeltiefe und -länge kann nur durch die Flügelf o r m der betr.Art bedingt sein. Hieraus ergibt sich eine Kennzahl "K" für die Flügelform; sie gibt das Vielfache der wahren Fläche gegenüber der des Rechtecks an. Diese Kennzahl ermöglicht die Errechnung der wahren Flügelfläche eines jeden Individuums.

a) Ermittlung der Flügellänge. Wenn man annimmt, die Humerus-

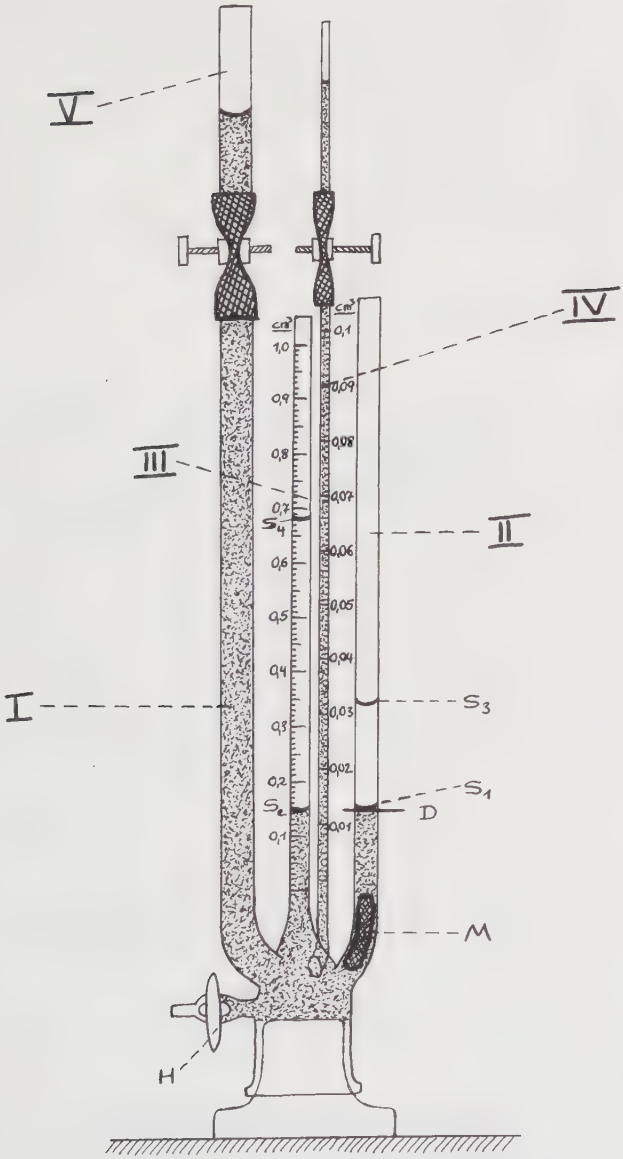


Abb.1.Volumeter zur Messung des Muskelvolumens (Erklärung Text S.9).

Ulna-Stellung betrage 90° [1], so läßt sich die Hypothenuse (= Armflügellänge) des rechtwinkeligen Dreiecks bei bekannter Ober- und Unterarmlänge berechnen. Hat man dazu die in der Systematik übliche Handflügellänge, so bekommt man durch Addition der beiden Größen angenähert die "wahre" Gesamtflügellänge.

b) Abmessung der maximalen Flügeltiefe.

c) Aufstellen des Rechtecks aus a) und b) und die Berechnung seiner Fläche.

d) Multiplikation des bei c) erhaltenen Wertes mit der Kennzahl "K" für die Flügelform.

4) Material.

Von mitteleuropäischen Corviden konnten untersucht werden: Corvus corax 1, C.corone 12, C.frugilegus 5, Coloeus monedula 2 Pica pica 6, Garrulus glandarius 12, Pyrrhocorax graculus 5. Zum Vergleich wurden folgende Arten herangezogen: Accipiter gentilis 1, Buteo buteo 1, Falco subbuteo 1, Columba domestica 1, Apus apus 1, Pharomachrus mocinno 1, Turdus merula 1.

Die Benennung der Muskeln richtet sich nach den von M.PÜRBRINGER (1888) und H.GADOW (1891) eingeführten Bezeichnungen. Der Terminus "Flügellänge" wird in anatomischem Sinne als Gesamtlänge des Flügels von der Körperseite bis zur Spitze des ausgebreiteten Flügels verstanden, nicht als Länge des Handflügels, wie er in der Systematik gebräuchlich ist.

---

[1] Bei Vergleichsreihen kommt es nicht so sehr auf Fehler-F r e i h e i t als vielmehr auf Fehler-G l e i c h h e i t an!

A n a t o m i e

M.deltoideus propatagialis

Der M.deltoideus propatagialis ist relativ schwach ausgebildet. Er liegt als flache Lage den dorsalen Oberarmmuskeln auf, also direkt unter der Haut. Bei den hier untersuchten Corviden ist er stets in 2 Fascikel gespalten, die wegen ihrer verschiedenen Lage getrennt behandelt werden.

a)Pars longa (Abb.2, 3).

A. Beschreibung.

1) Allgemeiner Teil.

Die pars longa entspringt vor dem Schultergelenk. Sie geht bald in die lange Propatagialsehne über, die den Vorderrand des Propatagium und somit auch des Flügels bildet. Oft setzen auch noch andere Muskeln an dieser Sehne an. So z.B. eine Aberration des M.cucullaris. Sie kommt vom Hals und hat wohl für einen harmonischen Übergang vom Flügelvorderrand zum Körper zu sorgen. Oder eine flache Lage des M. pectoralis thoracicus, die dann als M.pectoralis propatagialis bezeichnet wird. Ihre Aufgabe ist im Ventralzug des Flügelvorderrandes zu sehen. Die Propatagialsehne inseriert am Met.I des Handflügels.

2) Spezieller Teil.

Ausgenommen beim Kolkraben entspringt die pars longa überall an der Dorsalkante der vordersten Clavicula-Ecke. Nur bei Corvus corax dehnt sich der Ursprung noch weiter auf die Medialfläche des Knochens aus. Charakteristisch für diesen Muskelteil ist die parallelfaserige, schmal-zylindrische Gestalt des Muskelbauches, der dann allmählich in die Propatagialsehne (Propatagialis longus) übergeht. Kurz davor findet noch eine Vereinigung mit dem sehnigen Ende des M.pectoralis propatagialis statt. Sie konnte bei allen Corviden mit Ausnahme des Kolkraben[2] beobachtet werden. Die Stelle

---

[2] Von Corvus corax hat nur 1 Exempl. zur Untersuchung vorgelegen.

der Verschmelzung variiert bei den Arten. Dies zeigt die folgende Zusammenstellung, in der sie auf die Vergleichsbasis der Muskelbauchlänge bezogen wurde und die Arten nach dem Abstand der Vereinigungsstelle vom Muskelursprung angeordnet sind:

Garrulus glandarius....	2/3	d.Muskelbauchlänge
Pica pica.....		
Pyrrhocorax graculus....	3/4	"
Coloeus monedula.....	5/6	"
Corvus corone.....		
Corvus frugilegus.....	1	"

Etwas weiter distal von diesem Übergang in die Propatagialsehne inseriert die Aberration des M.cucullaris. Sie ist gegenüber der pars longa bei den einzelnen Arten verschieden ausgebildet, ihre Dicke beträgt bei:

Garrulus glandarius....	~ 1/3	der pars longa
Pica pica.....		
Corvus corone.....	1/3-1/2	"
Corvus frugilegus.....	~ 1/4	"
Coloeus monedula.....	fast gleich	
Corvus corax.....		
Pyrrhocorax graculus....	gleich	

An der Propatagialsehne ist ein elastisch dehnbarer Teil von einem rein sehnigen Abschnitt zu unterscheiden. Ersterer wird wegen seiner Dehnbarkeit aus als "Elastik" bezeichnet; er schließt sich dem Muskel direkt an, erstreckt sich jedoch bei den einzelnen Arten verschieden weit distalwärts, bevor er in das sehnige Ende übergeht. Wird die Entfernung der Insertion vom Ursprung der pars longa (bei rechtwinkeliger Humerus-Ulna-Stellung) als "Gesamtlänge" des Muskels bezeichnet, so beträgt die Länge aus Muskelbauch und Elastik bei

Corvus corone.....	~ 50%	der Gesamtlänge
Corvus frugilegus.....		
Coloeus monedula.....	~ 70%	"
Corvus corax.....		
Pyrrhocorax graculus....	~ 80%	"
Pica pica.....	> 80%	"
Garrulus glandarius....		

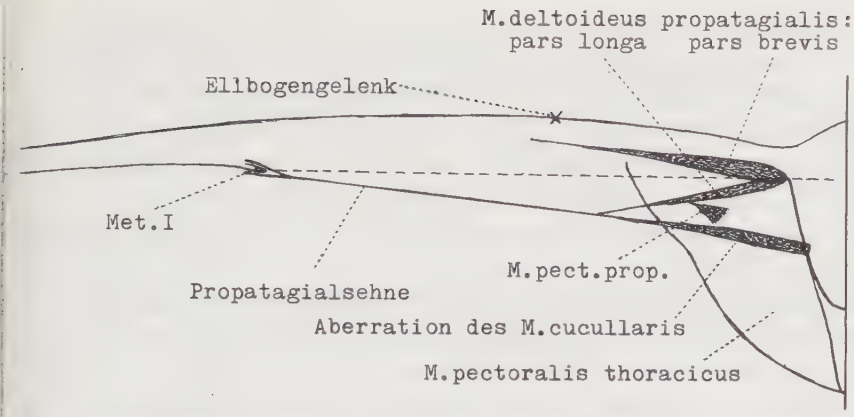


Abb.2. Alpendohle von vorn. Zeigt die beiden Teile des M.deltoideus propatagialis: pars longa und pars brevis. Die Aberration des M.cucullaris zieht hier infolge des s-förmig gekrümmten Halses die Propatagialsehne stark nach ventral. Die normale Lage der Propatagialsehne liegt in der Ebene der unterbrochenen Linie.

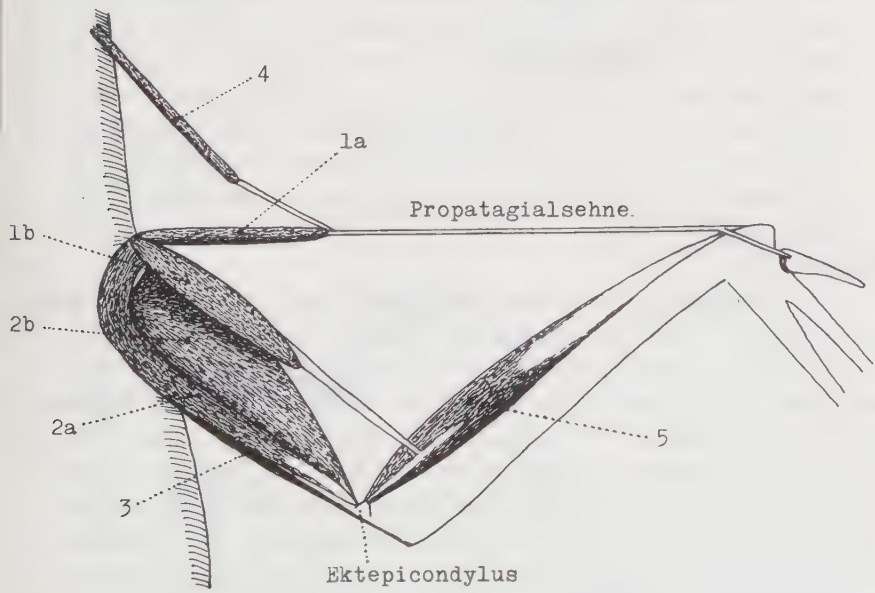


Abb.3. Alpendohle. Rechter Arm. Dorsalansicht. Ursprung und Insertion der pars longa(1a)und der pars brevis(1b)des M.deltoideus propatagialis. 2= M.deltoideus major: a)pars longa b)pars brevis. 3= M.anconaeus scapularis. 4= Aberration des M. cucullaris. 5= M.extensor metacarpi radialis.

Im weiteren Sehnenverlauf und in der Lage der Insertionsstellen zeigen die Arten wenig gemeinsames. Bei der Alpendohle und Elster spaltet sich die Sehne kurz vor dem Handgelenk in zwei Teile auf, um auf diese Weise Met.I dorsal und ventral zu umgehen. Die Insertion erfolgt an den entsprechenden proximalen Pollexhöckern. Ein hiervon caudal gelegener Sehnenteil ist mit einem flachen Sesambein verwachsen, das auf dem distalen Radius-Ende gleitet. Eine solche Bildung konnte jedoch nur für die Alpendohle festgestellt werden, bei allen übrigen Vertretern fehlt sie. Eine distale Aufzweigung der Sehne zeigt auch der Eichelhäher, doch inserieren ihre Äste hier direkt am Met.I, zeigen also keinerlei Beziehungen zum Pollex. Das gleiche gilt für den Kolkraben, bei dem die Sehne mit dem Vorderrand des Met.I verwächst, nachdem sie durch einen breiten Übergriff auf die metacarpale Dorsalseite das Handgelenk überbrückt hat. Ähnlich verläuft das distale Sehnenende der Rabenkrähe, nur mit dem Unterschied, daß es zur Insertion an die beiden dorsalen Pollex-Ecken weiterzieht. Eine andere Variante zeigen die Saatkrähe und die Dohle. Bei ihnen verläuft die Propatagialsehne an der V e n t r a lfläche des Met.I entlang, an die sie durch dorsalwärts ziehende Sehnenfasern gehalten wird. Die Insertion findet am entsprechenden proximo-ventralen Pollexhöcker statt.

B. Funktion.

Die funktionelle Bedeutung der pars longa ist in der Wölbung des Flügels zu sehen. Der Muskel bildet mit der Propatagialsehne die Vorderkante des Flügels. Durch seine relative Lage zur jeweiligen Humerus-Ulna-Stellung bestimmt er dabei wesentlich die Wölbung der Flugfläche (Abb.4). Der Grad seiner Ausbildung muß sich aus der Größe seines Volumens ergeben. Nach Tab.1 treten hierin z.T. erhebliche Unterschiede zwischen den einzelnen Arten auf, d.h. es kann möglicherweise auf verschieden starke Spannung der Flügelvorderkante geschlossen werden.

C. Variabilität.

Ebenfalls in Tab.1 findet sich eine Zusammenstellung der statistischen Angaben über die individuelle Variabilität des Volumens der pars longa. Sie drückt in Zahlen aus, was Abb.5

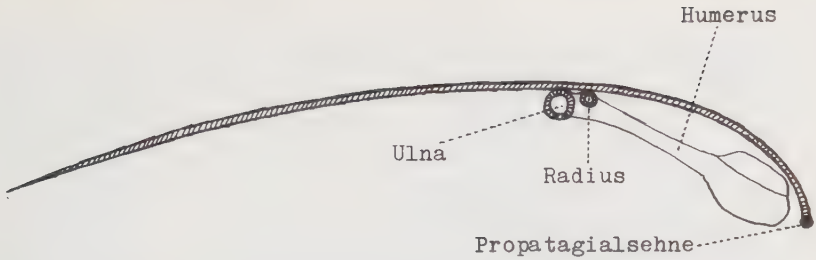


Abb.4. Querschnitt durch einen Flügel. Schema. Zur Erläuterung der funktionellen Bedeutung der Propatagialsehne und der Armknochen-Stellung für die Flügelwölbung. (Text S.16).

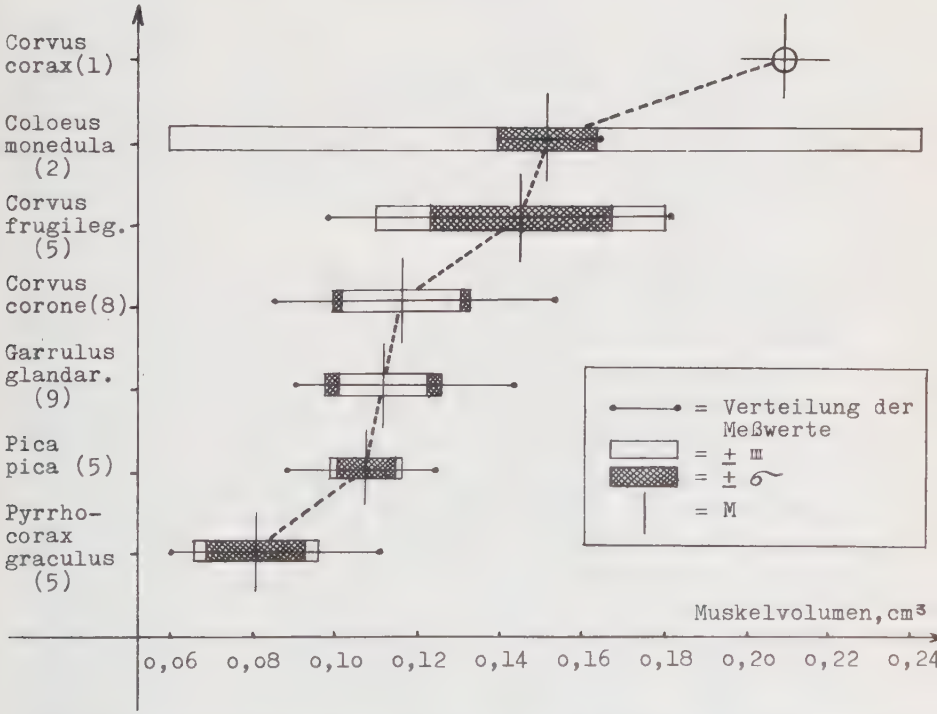


Abb.5. Variabilität des Volumens der pars longa des M.deltoideus propatagialis. Alle Werte bezogen auf 500g-Körpergewicht. Mit Angabe des Mittelwertes(M), des mittleren Fehlers(±m) bei 5%iger Überschreitungswahrscheinlichkeit, und der Streuung(±σ). Zahl hinter der Artbezeichnung = Anzahl der untersuchten Individuen.

	n	M (cm^3)	σ (cm^3)	m (cm^3)	t	t·m (cm^3)	V	I (cm^3)	Signi-fikanz
Pyrrhocorax graculus	5	o,o81	±o,o12	±o,oo54	2,8	±o,o15o	14,8	o,o61-o,112=o,o51	
Pica pica	5	o,1o8	±o,oo7	±o,oo31	2,8	±o,oo87	6,5	o,o89-o,125=o,o36	+
Turdus merula	1	o,11o	./.	./.	./.	./.	./.	./.	
Garrulus glandarius	9	o,112	±o,o14	±o,oo47	2,3	±o,o1o7	12,5	o,o91-o,144=o,o53	-
Corvus corone	8	o,117	±o,o17	±o,oo6o	2,4	±o,o144	14,5	o,o86-o,154=o,o68	-
Corvus frugilegus	4	o,146	±o,o22	±o,o11o	3,2	±o,o35o	15,1	o,o99-o,182=o,o83	+
Coloeus monedula	2	o,152	±o,o12	±o,oo74	12,7	±o,o915	8,2	o,14o-o,165=o,o25	-
Corvus corax	1	o,21o	./.	./.	./.	./.	./.	./.	
Buteo buteo	1	o,216	./.	./.	./.	./.	./.	./.	
Accipiter gentilis	1	o,275	./.	./.	./.	./.	./.	./.	
Falco subbuteo	1	o,282	./.	./.	./.	./.	./.	./.	
Apus apus	1	1,o5o	./.	./.	./.	./.	./.	./.	

Tab.1. Volumina der pars longa des M.deltoideus propatagialis mit statistischen Angaben über die individuelle Variabilität bei den untersuchten Corviden. Bezogen auf 5oog-Körpergewicht. Artenfolge nach Größenzunahme des Volumen-Mittelwertes M. n= Anzahl der gemessenen Individuen. M= Mittelwert. σ = Streuung. m= mittlerer Fehler von M. t= korrigierender Faktor für eine Sicherungsgrenze P von 5%. V= Variabilitätskoeffizient. I= Intervall zwischen höchstem und niedrigstem Meßwert. Gruppen sich nicht signifikant unterscheidender Corviden sind durch Kästchen zusammengefaßt.

graphisch darstellt. In dieser Abbildung geben die Längen der schraffierten Kästchen ein Maß für die indivduellen Abweichungen vom Mittelwert. Dies kommt zahlenmäßig in dem Variabilitätskoeffizienten V der Tab.1 zum Ausdruck. Danach zeigt die Elster mit 6,5% die geringsten Abweichungen von ihrem Mittel. Mit 8,2% liegt die Dohle an zweitniedrigster Stelle. Beim Eichelhäher steigt die individuelle Variabilität schon auf 12,5% an, und erreicht auf der Stufe der Rabenkrähe und Alpendohle bereits 14,5 bzw. 14,8%. Den größten Schwankungsbereich von 15,1% weist die Saatkrähe auf.

b)Pars brevis (Abb.2, 3).

Beschreibung.

1) Allgemeiner Teil.

Die pars brevis des M.deltoideus propatagialis ist stets kräftiger entwickelt als die pars longa. Sie verläuft annähernd dem Humerusschaft parallel und inseriert am proximalen Sehnenteil des M.extensor metacarpi radialis.

2) Spezieller Teil.

Die pars brevis erscheint bei allen Corviden als parallelfaseriger Muskel. Der Ursprung fällt mit dem der pars longa stets zusammen, wenn er sich auch bei einigen Arten, wegen seiner größeren Breite, geringfügig weiter nach caudal erstreckt. Hierher gehören: Pyrrhocorax graculus, Corvus frugilegus und Garrulus glandarius. Bis auf den Eichelhäher, bei dem die Breite der pars brevis bis auf das vierfache der der pars longa anwächst, überschreitet der Querschnitt bei den übrigen Arten nie das dreifache desjenigen des Vergleichsmuskels. Nach etwa der Hälfte der Muskel-Gesamtlänge (Abstand Ursprung - Insertion) geht bei den meisten Corviden der Muskelbauch in die Endsehne über, um an dem sehnigen Ursprungsteil des M.extensor metacarpi radialis zu inserieren. Die Muskelbauchlänge scheint nur bei der Elster und dem Eichelhäher größer zu sein. Zusammen mit der Saatkrähe und Turmdohle verbindet diese beiden Arten noch eine Struktur, die sie als eine Gruppe von den restlichen hier betrachteten Vertretern der Corvidae unterscheidet: An der Übergangsstelle des Muskelbauches in die Endsehne findet eine Verei-

	n	M (cm³)	σ	m	t	m·t	V	I (cm³)
Apus apus	1	o,156	·/.	·/.	·/.	·/.	·/.	·/.
Buteo buteo	1	o,382	·/.	·/.	·/.	·/.	·/.	·/.
Pyrrhocorax graculus	6	o,414	±o,o54	±o,o22o	2,6	±o,o572	13,1	o,349-o,51o=o,161
Falco subbuteo	1	o,55o	·/.	·/.	·/.	·/.	·/.	·/.
Corvus frugilegus	4	o,579	±o,o22	±o,o11o	3.2	±o,o35o	3,8	o,53o-o,628=o,o98
Corvus corax	1	o,63o	·/.	·/.	·/.	·/.	·/.	·/.
Corvus corone	8	o,637	±o,o37	±o,o131	2,4	±o,o315	5,8	o,466-o,784=o,318
Coloeus monedula	1	o,66o	·/.	·/.	·/.	·/.	·/.	·/.
Pica pica	4	o,698	±o,o19	±o,oo95	3,2	±o,o3o4	2,7	o,677-o,721=o,o44
Turdus merula	1	o,74o	·/.	·/.	·/.	·/.	·/.	·/.
Garrulus glandarius	7	o,765	±o,o36	±o,o136	2,4	±o,o326	4,7	o,718-o,839=o,121
Accipiter gentilis	1	o,86o	·/.	·/.	·/.	·/.	·/.	·/.
Pharomachrus mocinno	1	1,45o	·/.	·/.	·/.	·/.	·/.	·/.

Tab.2. Volumina der pars brevis des M.deltoideus propatagialis mit statistischen Angaben über die individuelle Variabilität bei den untersuchten Corviden. Bezogen auf 5oog-Körpergewicht. Artenfolge nach Größe des Mittelwertes M. Erklärung der Signaturen in Tab.

nigung mit einer Sehne des M.pectoralis propatagialis statt. Die Funktion des letztgenannten Muskels dürfte im Ventralzug des Propatagium bestehen. Die Insertion ist für alle Arten gleichartig.

B. Funktion.

Die funktionelle Bedeutung der pars brevis des M.deltoideus propatagialis liegt in der Verkleinerung der Armflügelfläche und somit auch der des Gesamtflügels. Auch hier treten erhebliche Unterschiede in der Ausbildung des Muskels auf, die in ihrem Extrem fast das 1ofache erreichen (Tab.2).

C. Variabilität.

Abb.6 zeigt die Lage der Volumen-Mittelwerte der pars brevis und ihre durch die individuelle Variabilität bedingten spezifischen Variationsbreiten. Nach dem Variabilitätskoeffizienten V der Tab.2 weist die Elster mit nur 2,7% die geringste indivi-

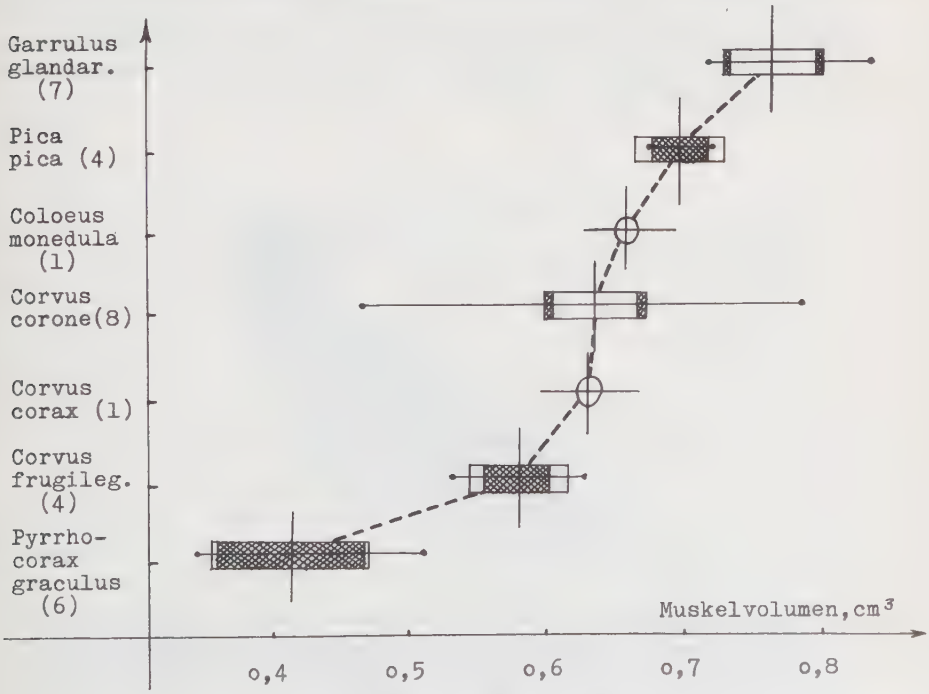


Abb.6. Variabilität des Volumens der pars brevis des M.deltoideus propatagialis. Alle Werte bezogen auf 5oog-Körpergewicht. Artenfolge nach Größe des Mittelwertes. Zeichenerklärung in Abb.5.

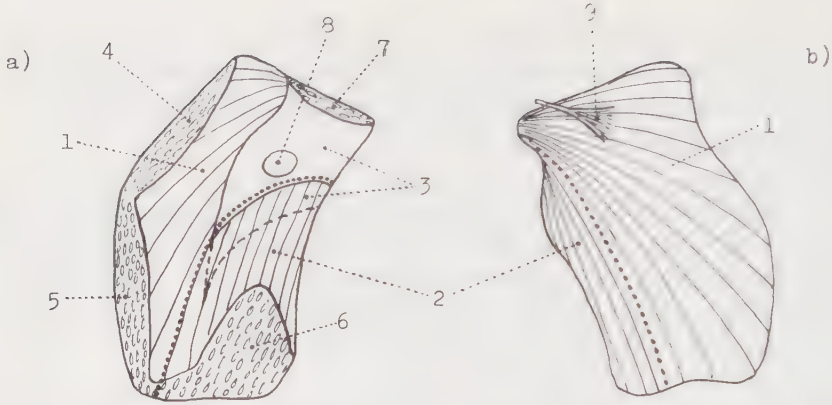


Abb.7.M.pectoralis thoracicus. a)Dorsalansicht(Fläche,die dem Sternum aufliegt). b)Ventralansicht.Die punktierte Linie bezeichnet die Grenze zweier aufeinander liegender Schichten: 1= pars ventralis(mächtigster Teil),2= pars dorsalis.Die gestrichelte Linie gibt an,wie weit sich die Sehnenplatte(3)unter die pars dorsalis erstreckt.4-6= Ursprungsflächen an der membrana coraco-clavicularis(4),der Crista sterni(5)und am Sternum(6). 7= Insertionsfläche an der Crista lateralis humeri.8= Verwachsungsstelle mit der Sehne des M.biceps brachii.9= M.pectoralis propatagialis.

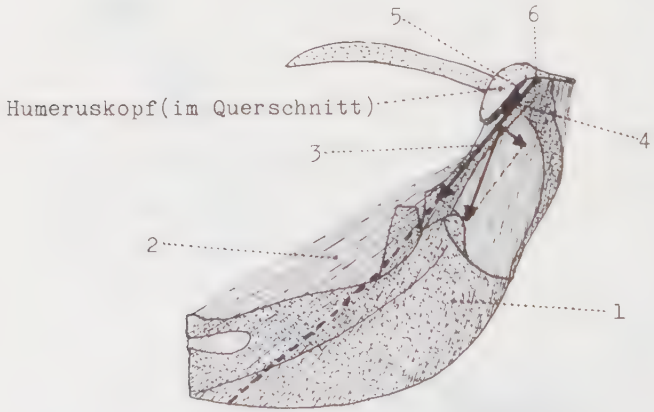


Abb.8.Längsschnitt durch einen M.pectoralis thoracicus am Skelett (punktiert),mit eingezeichnetem Kräfteparallelogramm,um die Zugfaserwirkung der pars ventralis(1)auf die Sehnenplatte(3) des Muskels zu demonstrieren.Schnittebene geht durch eine Verwachsungsstelle(4)dieser Sehnenscheide mit der unter ihr verlaufenden(kaudal gelegenen)Sehne des M.biceps brachii(5)in der Region des Tuberculum mediale des Humerus.Dick schwarz = Sehnen.2= pars dorsalis.6= Insertion der Sehnenplatte an der Basis der Crista lateralis humeri.

duelle Variabilität dieses Muskelteiles auf, die sich über die Saatkrähe mit 3,8 auf 4,7% des Eichelhähers nur geringfügig erhöht. Auch bei der Rabenkrähe liegt sie mit 5,8% noch relativ niedrig, schnellt dagegen bei der Alpendohle auf einen ungewöhnlich hohen Wert von 13,1% ihres Mittels hinauf.

M.pectoralis thoracicus.

Beschreibung (Abb.7).

1) Allgemeiner Teil.

Der M.pectoralis thoracicus ist der mächtigste aller Flugmuskeln. Er entspringt an der stark ausgebildeten Crista sterni, der Außenseite der Clavicula und an der sich zwischen Schlüsselbein und Coracoid erstreckenden Membrana coraco-clavicularis. Von diesen Ursprungsstellen ziehen die Fasern direkt zur Insertion an einen knöchernen Vorsprung des proximalen Humeruskopfes, an die Crista lateralis humeri.

2) Spezieller Teil.

Bei allen hier behandelten Corviden läßt sich der Muskel in zwei Schichten scheiden (Abb.7). Da aber die Sehnenplatte nicht weit caudal reicht, ist ein einwandfreies Abheben der Partien nicht möglich. Der Sinn dieser Sehnenscheide ist lediglich in einer Flächenerweiterung für die inserierenden Muskelfasern zu sehen. Dies gilt vor allem für die pars ventralis (Abb.7). Damit sich diese zusätzlichen Kräfte auch tatsächlich auf den Flügel auswirken können, müssen Bindungen der erweiterten Insertionsfläche an den Knochen angestrebt werden. Für den reinen Niederschlag genügt, daß die Sehnenscheide mit der Basis der Crista lateralis humeri verwachsen ist (Abb.8: 6). Hingegen muß als Sicherung für die R o t a t i o n s bewegungen dieses Muskels eine Verwachsungsstelle angesehen werden, wie sie die Sehnenplatte mit der unter ihr verlaufenden, breiten Sehne des M.biceps brachii in der Region des Tuberculum mediale bildet (Abb.8: 4). Der pars dorsalis kommt dabei eine ähnliche funktionelle Bedeutung zu (Abb.7, 8).

	n	M (cm³)	σ	m	t	t·m	V	I (cm³)
Buteo buteo	1	29,5	./.	./.	./.	./.	./.	./.
Pyrrhocorax graculus	3	30,59	±0,82	±0,473	4.3	±2,03	2,7	29,6-32,0=2,4
Turdus merula	1	30,6	./.	./.	./.	./.	./.	./.
Corvus corone	12	34,44	±0,96	±0,245	2,2	±0,54	2,8	32,1-37,2=5,1
Garrulus glandarius	11	34,67	±1,38	±0,416	2,2	±0,92	4,0	29,5-38,0=8,5
Corvus frugilegus	4	34,77	±1,94	±0,980	3,2	±3,11	5,6	32,1-39,2=7,1
Pica pica	5	35,24	±1,32	±0,590	2,8	±1,65	3,7	33,4-37,5=4,1
Apus apus	1	36,05	./.	./.	./.	./.	./.	./.
Pharomachrus mocinno	1	37,1	./.	./.	./.	./.	./.	./.
Corvus corax	1	38,70	./.	./.	./.	./.	./.	./.
Falco subbuteo	1	41,0	./.	./.	./.	./.	./.	./.
Coloeus monedula	2	41,24	±0,75	±0,530	12,7	±6,70	1,8	40,5-42,0=1,5
Columba domestica	1	42,5	./.	./.	./.	./.	./.	./.
Accipiter gentilis	1	46,5	./.	./.	./.	./.	./.	./.

Tab.3. Volumina des M.pectoralis thoracicus mit statistischen Angaben über die individuelle Variabilität bei den untersuchten Corviden. Bezogen auf 500g-Körpergewicht. Artenfolge nach Größe des Mittelwertes M. Erklärung der Signaturen in Tab.1.

Mit Ausnahme des Kolkraben entspringt bei allen untersuchten Corviden der pars ventralis eine oberflächliche, dünne Muskellage. Ihre stark konvergierenden Fasern gehen sehr rasch in eine rel. dünne Sehne über, die dann direkt zur Propatagialsehne zieht und dort inseriert. Es handelt sich um eine Aberration des großen Brustmuskels, die sehr zu Unrecht und wahrscheinlich nur wegen ihrer andersartigen Beziehungen zur Umgebung (Flügelvorderrand) als selbständiger Muskel geführt wird: M.pectoralis propatagialis (Abb.7b: 9). Auf die Eigentümlichkeiten der Insertion und die Funktion wurde bei der pars longa des M.deltoideus propatagialis eingegangen.

B. Funktion.

Die Funktion des M.pectoralis thoracicus liegt im Flügelniederschlag, der mit einer pronierend wirkenden Rotationskompo-

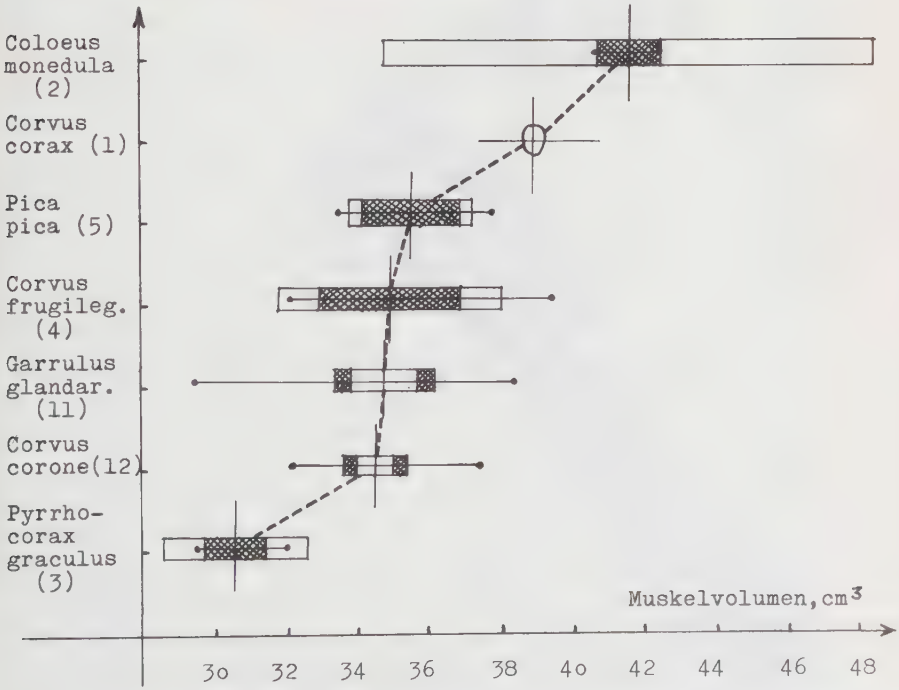


Abb.9. Variabilität des Volumens des M.pectoralis thoracicus. Alle Werte bezogen auf 500g-Körpergewicht. Artenfolge nach Größe des Mittelwertes. Zeichenerklärung in Abb.5.

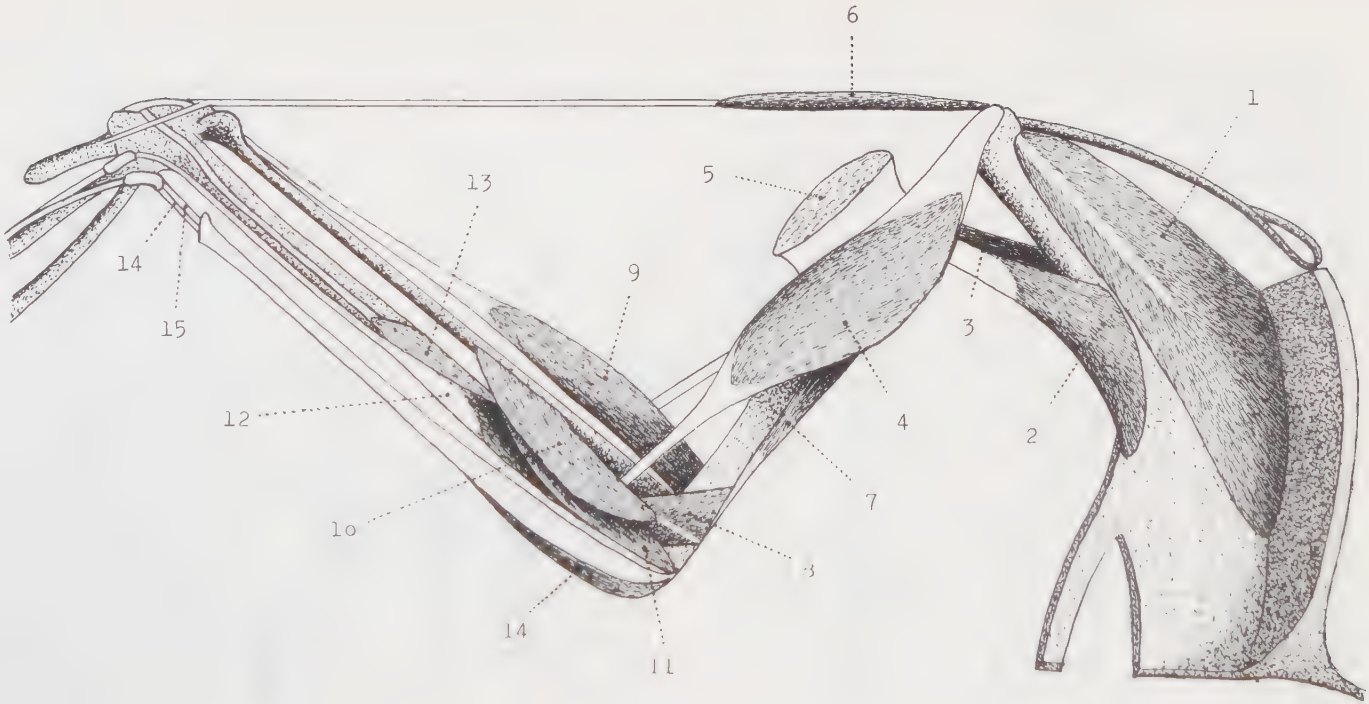


Abb.1o. Flugmuskulatur der Alpendohle. Ventralansicht. Knochen punktiert, Sehnen weiß. 1= M.supracoracoideus. 2= M.coraco-brachialis posterior. 3= M.subcoracoscapularis (supinierender Teil). 4= M.biceps brachii. 5= M.pectoralis thoracicus (abgetrennt). 6= M.deltoideus propatagialis pars longa. 7= M.anconaeus scapularis. 8= M.brachialis inferior. 9= M.extensor metacarpi radialis. 1o= M.entepicondylo-radialis: Pronator sublimis. 11= M.entepicondylo-radialis: Pronator profundus. 12= M.flexor digitorum profundus. 13= M.ulni-metacarpalis ventralis. 14= M.flexor carpi ulnaris. 15= M.flexor digitorum sublimis.

nente gekoppelt ist. Bei den hier untersuchten Arten ist der Muskel verschieden stark entwickelt (Tab.3).

Variabilität.

Die individuelle Variabilität des Muskelvolumens liegt mit 1,8% des Mittelwertes bei der Dohle am niedrigsten (Tab.3, Spalte V; Abb.9). Alpendohle und Rabenkrähe zeigen schon etwas stärkere Abweichungen, die bei 2,7 bzw. 2,8% liegen. Sie steigern sich bei der Elster auf 3,7% und beim Eichelhäher auf 4% ihrer Mittel. Die größte Variationsbreite des Volumens wird mit 5,6% bei der Saatkrähe erreicht.

M.supracoracoideus.

Beschreibung (Abb.1o: 1).

1) Allgemeiner Teil.

Der M.supracoracoideus liegt in dem Winkel, den die Crista sterni mit der Sternumplatte (= facies externa sterni) bildet. Dabei wird er vom M.pectoralis thoracicus bedeckt. Er ist bei allen untersuchten Arten gefiedert, d.h.an eine mittlere Sehne treten von z w e i Seiten Muskelfasern heran (Abb.1o). Die starke Sehne zieht durch das Foramen triosseum und macht dann einen scharfen Knick zum Humerus hin, um kurz vor der Erhebung der Crista lateralis humeri zu inserieren.

2) Spezieller Teil.

Die Ursprungsfläche des M.supracoracoideus läßt sich in mehrere, verschiedenartige Felder aufteilen.

a) Ursprungsfläche an der Crista sterni. Bei den hier behandelten Corviden konnten bzgl. Flächengröße und -gestalt keine Unterschiede festgestellt werden.

b) Ursprungsfläche an der Facies externa sterni. Hier wurde jeweils der Abstand des caudalsten Ursprungspunktes vom Apex cristae sterni aus gemessen. Umgerechnet auf ein Körpergewicht von 5oog lassen sich die Arten nach Größe der erhaltenen Werte wie folgt anordnen (Mittelwerte in mm, Streuung und Signifikanz):

			Signifikanz [3]
Pyrrhocorax graculus	(4)	34,1 ± o,5	
Garrulus glandarius	(8)	37,1 ± 1,6	+
Corvus frugilegus	(4)	37,7 ± o,6	-
Pica pica	(5)	37,8 ± 2,7	-
Corvus corone	(1o)	37,9 ± o,8	-
Corvus corax	(1)	39,4	
Coloeus monedula	(1)	42,3	

Jedoch halten diese Angaben einer statistischen Prüfun auf ihre Stichhaltigkeit zum größten Teil nicht stand. Da wegen des einzigen Exemplars die Meßzahlen des Kolkraben und der Dohle nicht berücksichtigt werden können ergibt sich für die übrigen Corviden ein echter Unterschied nur zwischen Alpendohle und den anderen Arten.

c) Ursprungsfläche an der Medialkante des Coracoid. Der h entspringende Muskelteil hat, an der Kante des Coracoi gemessen, verschiedene Länge:

Corvus corax.....sehr kurz
Pyrrhocorax graculus.....kurz, etwas länger als beim Kolkraben
Corvus corone.....
Pica pica..... } ~1/3 d.Coracoidlänge
Coloeus monedula.....
Corvus frugilegus..... } ~1/2 d.Coracoidlänge
Garrulus glandarius.....

Für diese Maße sind Angaben über die rel. Länge des Coracoid notwendig (Mittelwerte in mm, Streuung und Signifikanz):

Pyrrhocorax graculus	(5)	4o,o ± o,7	
Corvus corax	(1)	41,1	+
Corvus frugilegus	(5)	41,4 ± o,4	±
Corvus corone	(12)	42,3 ± o,8	-
Garrulus glandarius	(1o)	42,8 ± 1,1	-
Pica pica	(6)	43,3 ± 1,o	-
Coloeus monedula	(2)	43,9 ± o,8	-

---

3) + = P<1% (signifikant), - = P>5% (nicht signifikant), ± = P 1-5% (unsicher).

Wie ersichtlich, treten nur sehr geringe Längenunterschiede auf (max. Variationsbreite: 39,3 - 44,7 = 5,4 mm), die sich zudem nicht immer als signifikant erweisen.

d) Ursprungsfläche an der Membrana coraco-clavicularis. Auch sie wird von den einzelnen Arten in verschiedenem Maße in Anspruch genommen, sodaß der Anteil der Ursprungsfläche an jener der gesamten Membran wie folgt schwankt:

Corvus corone.....	~25%
Pyrrhocorax graculus.....	<30%
Corvus corax.....	~30-35%
Corvus frugilegus.....	
Coloeus monedula.....	35-50%
Pica pica.....	
Garrulus glandarius.....	~50%

Bzgl. der relativen Membranfläche der Arten lassen sich nur geringfügige Unterschiede feststellen. Sie ergeben sich, wenn man die Flächen-Längsausdehnung vom Sternum zum Foramen triosseum mißt und auf ein 500g-Körpergewicht bezieht (Mittelwerte in mm, Streuung und Signifikanz):

Pyrrhocorax graculus	(5)	25,5 ± 0,8	
Corvus corax	(1)	25,5	
Corvus corone	(12)	25,7 ± 1,5	-
Pica pica	(6)	25,9 ± 0,7	-
Garrulus glandarius	(10)	26,2 ± 1,1	-
Corvus frugilegus	(5)	27,3 ± 0,5	±
Coloeus monedula	(2)	28,3 ± 0,7	-

In allen erwähnten Fällen entspringt der Muskel fleischig, wobei die einzelnen Fasern direkt zur Mittelsehne als ihrer Insertionsfläche ziehen. Sie nehmen diese bis zum Durchtritt der immer stärker werdenden Sehne durch das Foramen triosseum in Anspruch. Die Sehne selbst inseriert nach der Passage des Foramen am Tuberculum lateralis des Humerus.

B. Funktion.

Die funktionelle Bedeutung des M. supracoracoideus liegt im Flügelaufschlag begründet, der mit einer supinierend wirkenden Rotationsbewegung gekoppelt ist. Dabei fällt die Beanspruchung des Muskels für die hier untersuchten Arten äußerst unterschied-

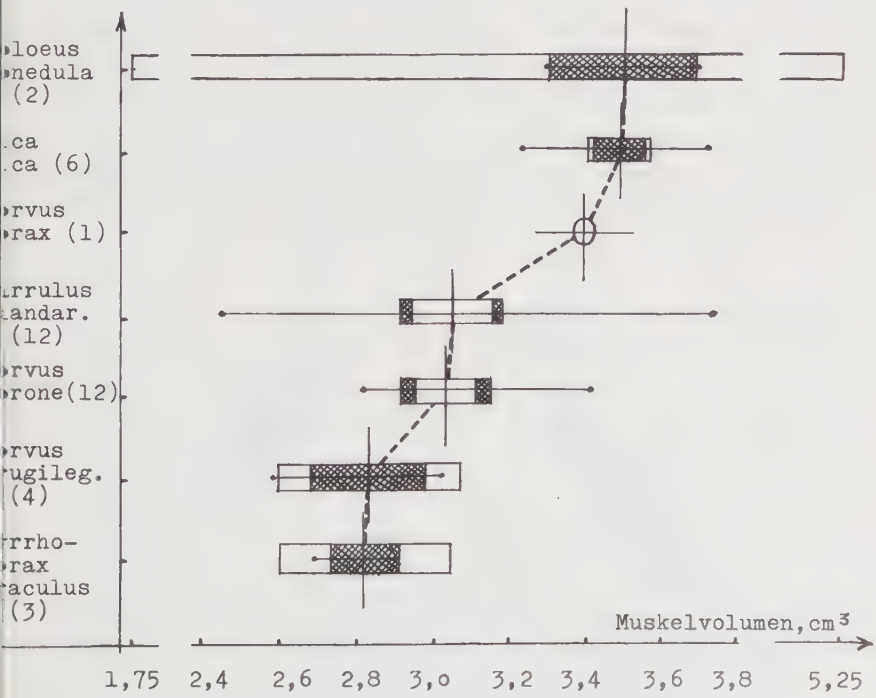
	n	M (cm^3)	σ	m	t	t·m	V	I (cm^3)
Buteo buteo	1	1,65	./.	./.	./.	./.	./.	./.
Accipiter gentilis	1	2,28	./.	./.	./.	./.	./.	./.
Falco subbuteo	1	2,40	./.	./.	./.	./.	./.	./.
Pyrrhocorax graculus	3	2,83	±0,09	±0,052	4,3	±0,224	3,2	2,70-2,91=0,21
Corvus frugilegus	4	2,84	±0,15	±0,075	3,2	±0,240	5,3	2,60-3,02=0,42
Corvus corone	12	3,04	±0,12	±0,035	2,2	±0,077	4,0	2,82-3,41=0,59
Garrulus glandarius	12	3,05	±0,13	±0,037	2,2	±0,082	4,3	2,46-3,73=1,27
Corvus corax	1	3,41	./.	./.	./.	./.	./.	./.
Pica pica	6	3,49	±0,07	±0,030	2,6	±0,078	2,1	3,24-3,72=0,48
Coloeus monedula	2	3,50	±0,19	±0,138	12,7	±1,75	5,6	3,31-3,70=0,39
Turdus merula	1	4,08	./.	./.	./.	./.	./.	./.
Pharomachrus mocinno	1	5,14	./.	./.	./.	./.	./.	./.
Apus apus	1	6,95	./.	./.	./.	./.	./.	./.
Columba domestica	1	7,70	./.	./.	./.	./.	./.	./.

Tab.4. Volumina des M.supracoracoideus mit statistischen Angaben über die individuelle Variabilität bei den untersuchten Corviden. Bezogen auf 500g-Körpergewicht. Artenfolge nach Größe des Mittelwertes M. Erklärung der Signaturen in Tab.1.

lich aus, wie ein Vergleich der Volumina in Tab.4 zeigt.

Variabilität.

Die individuelle Variabilität des Volumens des M.supracoracoideus fällt mit 2,1% des Mittelwertes am geringsten bei der Elster aus (Spalte V d.Tab.4, Abb.11). Ihr folgt die Alpendohle mit einem Wert von 3,2%. Mit fast gleich großen Variabilitätskoeffizienten schließen sich die Rabenkrähe und der Eichelhäher an (4,o bzw. 4,3% der Mittel). Ähnliches gilt von Saatkrähe und Dohle, deren Werte von 5,3 bzw. 5,6% die größte Variabilität des Muskelvolumens anzeigen.



b.11. Variabilität des Volumens des M.supracoracoideus. Bezogen auf 5oog-Körpergewicht. Artenfolge nach Größe des Mittelwertes. Zeichenerklärung in Abb.5.

	n	M (cm^3)	σ	m	t	t·m	V	I (cm^3)
Apus apus	1	0,104	./.	./.	./.	./.	./.	./.
Turdus merula	1	0,93	./.	./.	./.	./.	./.	./.
Columba domestica	1	1,13	./.	./.	./.	./.	./.	./.
Pyrrhocorax graculus	6	1,34	±0,083	±0,039	2,6	±0,088	6,22	1,26-1,58=0,32
Pharomachrus mocinno	1	1,53	./.	./.	./.	./.	./.	./.
Coloeus monedula	2	1,58	±0,020	±0,014	12,7	±0,180	1,27	1,56-1,60=0,04
Pica pica	4	1,62	±0,050	±0,025	3,2	±0,080	3,10	1,50-1,71=0,21
Falco subbuteo	1	1,64	./.	./.	./.	./.	./.	./.
Corvus frugilegus	3	1,67	±0,084	±0,048	4,3	±0,208	5,03	1,57-1,82=0,25
Buteo buteo	1	1,71	./.	./.	./.	./.	./.	./.
Corvus corone	8	1,89	±0,050	±0,018	2,4	±0,042	2,65	1,66-2,00=0,34
Garrulus glandarius	7	1,97	±0,194	±0,073	2,4	±0,176	9,85	1,64-2,36=0,72
Corvus corax	1	2,59	./.	./.	./.	./.	./.	./.
Accipiter gentilis	1	2,85	./.	./.	./.	./.	./.	./.

Tab.5. Volumina des M.biceps brachii mit statistischen Angaben über die individuelle Variabilität der untersuchten Corviden. Bezogen auf 500g-Körpergewicht. Artenfolge nach Größe des Mittelwertes M. Erklärung der Signaturen in Tab.1.

M. biceps brachii.

Beschreibung (Abb.1o: 4, Abb.12).

1)Allgemeiner Teil.

Der M.biceps brachii entspringt stark- und breitsehnig am obersten Gipfel des dorsalen Coracoidendes sowie an der Ventralseite des Humeruskopfes, und geht dann erst ganz allmählich in den eigentlichen Muskelbauch über. Er inseriert mit 2 starken Sehnen je am proximalen Teil der Ulna und des Radius.

2) Spezieller Teil.

Am M.biceps brachii sind 2 Ursprungszentren zu unterscheiden:

a) das Acrocoracoid, an dem er starksehnig entspringt

b) das Tuberculum mediale humeri, wo die starke Sehne noch dazu recht breit gestaltet ist.

Dies trifft für alle untersuchten Corviden-Arten zu. Noch vor der Erhebung der Crista lateralis humeri beginnt die Verschmelzung der beiden Köpfe zu einer muskulösen Masse. Der ventrale Muskelbauch I (Abb.12) geht nach etwa 3/5 der Muskel-Gesamtlänge (Ursprung - Insertion) in eine breite und starke Sehne über, während der dorsale Muskelbauch II bis

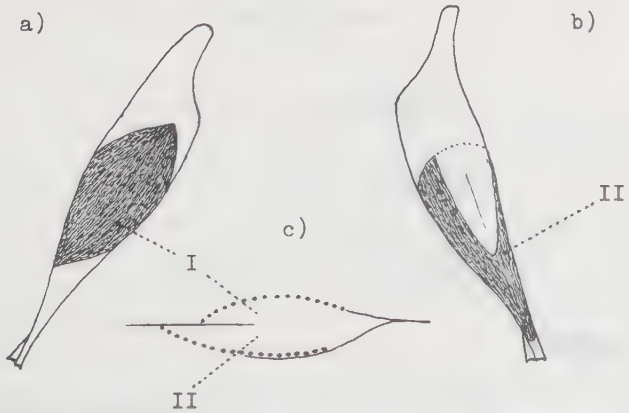


Abb.12.M.biceps brachii der Alpendohle. a)Ventralansicht. b)Dorsalansicht. c)Muskelaufbau-Schema(Längsschnitt). I= ventraler Muskelbauch. II= dorsaler Muskelbauch. Punktiert bzw. strichliert= kontraktiler Teil des Muskels. Ausgezogen= Sehnen.

nahe an die Insertion mit dem Radius zu verfolgen ist. Die Sehne des ventralen Kopfes I inseriert am proximalen Ende der Ulna.- Nach dieser Schilderung darf aber nicht der Eindruck entstehen, als handele es sich um selbständige Sehnen oder gar um getrennte Köpfe, die in der Lage wären, unabhängig zu agieren, sondern sie sind aufs engste miteinander verschmolzen zu einem einheitlichen Ganzen. Das gleiche trifft für die distalwärts verlaufenden Sehnen zu, deren Trennung erst nach eingehender Untersuchung und mit Hilfe eines Skalpels möglich wird. Alle hier behandelten Corviden stimmen mit dieser Beschreibung überein.

B. Funktion.

Die Funktion des M.biceps brachii besteht im Zug der Ulna zum Körper hin, er verkleinert also die Fläche des Armflügels. In welch unterschiedlichem Maße dabei der Muskel in Anspruch genommen wird, zeigt Tab.5 (M). Aus ihr geht hervor, daß die

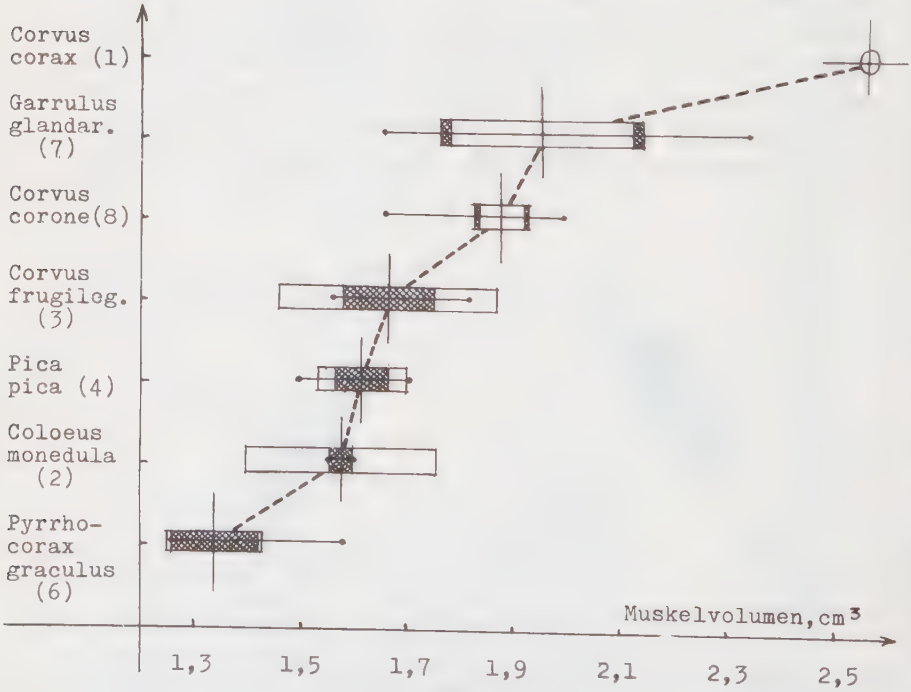


Abb.13.M.biceps brachii.Variabilität des Volumens.Bezogen auf 5oog-Körpergewicht.Zeichenerklärung in Abb.5.

Extremwerte (Apus - Accipiter) um das 27fache (!) auseinander liegen. Wie noch später gezeigt werden wird, scheinen hier engste Beziehungen zwischen Muskelausbildung, Flugflächengröße und Flugweise vorzuliegen.

Variabilität.

Zur Beurteilung der individuellen Variabilität des M.biceps brachii betrachte man sich Tab.5 (Spalte V) und Abb.13. Danach weist die Dohle mit 1,27% ihres Mittelwertes die geringste Variabilität auf. Diese nimmt über die Rabenkrähe mit 2,65 und die Elster mit 3,1o auf 5,o3 bei der Saatkrähe zu und erhöht sich bei der Alpendohle auf 6,22%. Die größte Variationsbreite ist beim Eichelhäher festzustellen, dessen Variabilitätskoeffizient sie mit 9,85% des Mittelwertes angibt.

M. deltoideus major.

Der M.deltoideus major ist der "oberste" dorsale Flugmuskel es Humerus, liegt also direkt unter der Haut. Er breitet sich bei llen Corviden über den ganzen Oberarm aus, wobei er in 2 Teile erfällt: pars brevis und pars longa.

a)Pars brevis (Abb.14, 15).

Beschreibung.

1) Allgemeiner Teil.

Die pars brevis besitzt eine mehr oder weniger dreieckige Gestalt. Sie nimmt ihren Ursprung von einem auf dem Humeruskopf gleitenden Sesambein und benutzt zur Insertion sowohl die gesamte Vorderkante der dorsalen Oberarmseite (und somit auch besonders die der Crista lateralis humeri) als auch einen Vorsprung am distalen Knochenende für die kurz gebildete Sehne.

2) Spezieller Teil.

Die pars brevis des M.deltoideus major weist in morphologischer Hinsicht bei den untersuchten Corvidenarten so gut wie keine Unterschiede auf. Sie ist, gegenüber dem anderen Teil dieses Muskels, der pars longa, kranialwärts gelegen und meist mächtiger entwickelt.

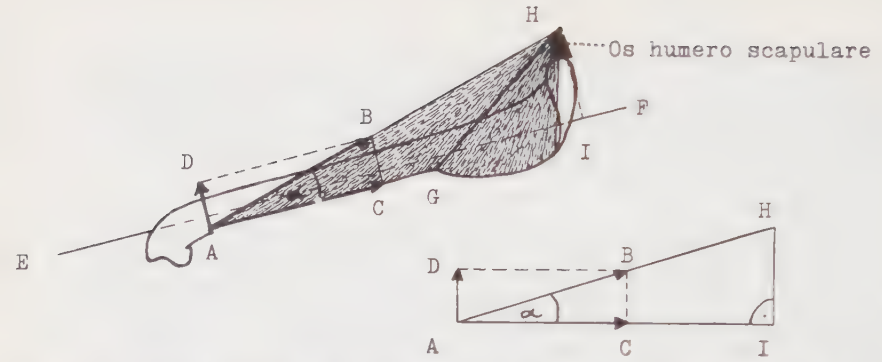


Abb.14. Antero-dorsale Ansicht eines Humerus. Halbschematisch. Zur Erläuterung der Funktion der pars brevis des M. deltoideus major: 1) Supination, vorwiegend ausgeübt vom proximalen Muskelteil zwischen Schultergelenkskopf und Linie GH. 2) Hub, distale Muskelpartie. Mit eingezeichnetem Kräfteparallelogramm. AB= wirksame Kraft, zerfällt in die Komponenten AC, AD. Nur AD tatsächlich als Hub wirkend. EF= Humeruslängsachse. -Rechts unten: Geometrische Darstellung des Dreieckes, aus dem der Winkel α berechnet werden soll (s. Text S.78).

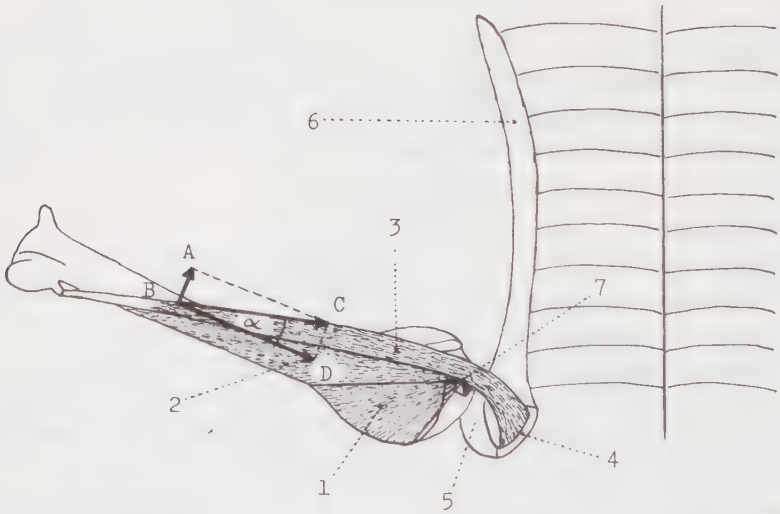


Abb.15. Dorsalansicht eines rechten Humerus und Schultergürtels. Zur Erläuterung der Funktion der pars longa(3) des M. deltoideus major(1,2,3), die sich aus dem eingezeichneten Kräfteparallelogramm ergibt. BC= wirksame Kraft, die in die Komponenten BD(Druck gegen den Körper) und BA(Drehung gegen den Körper,= Adduktion) zerlegbar ist. 1+2= pars brevis des M. deltoideus major(1= Supinator, 2= Aufschlagsteil), 3= pars longa, 4= Clavicula, 5= Coracoid, 6= Scapula, 7= Os humero scapulare. Geringfügig schematisiert.

a) Ursprung. Die pars brevis entspringt stets fleischig von einem rel.hohen Sesambein, dem Os humero scapulare (Abb. 14, 15). Es hat ungefähr Pyramiden-Gestalt und wird durch sehnige Verbindungen auf die Gleitfläche des Schultergelenkkopfes (caput articulare humeri) gepreßt. In funktioneller Hinsicht hat dies den Vorteil, daß, unabhängig von der Humerusstellung, die Zugrichtungen für Supination und Hub stets gleich bleiben. Unter "Humerusstellung" ist vor allem an die Abduktion (beim Niederschlag) und die Adduktion (Flügelaufschlag) des Humerus gedacht. Während dieser Bewegung beim Aufschlag, die nur von der pars longa des M.deltoideus major ausgeführt werden kann, ist durch die Anwesenheit des Sesambeines eine gleichmäßige Supinations- und Hubwirkung der pars brevis garantiert. Die Höhe dieses merkwürdigen Knochens wurde bei den einzelnen Arten des vorliegenden Materials gemessen (allerdings stets nur an einem Individuum jeder Art) und auf ein Vergleichsgewicht von 5oog umgerechnet (in mm):

Buteo buteo.....1,66
Accipiter gentilis.....2,55
Pyrrhocorax graculus.....4,3o
Falco subbuteo.....4,35
Garrulus glandarius.....4,67
Corvus frugilegus.....4,7o
Corvus corax.....4,82
Pica pica.....5,o8
Corvus corone.....5,3o
Turdus merula.....5,7o
Coloeus monedula.....5,95

b) Verlauf. Aus der Tatsache, daß die Ursprungsfläche des Os humero scapulare recht klein ist gegenüber der schon angedeuteten Insertionslänge, folgt ein stark divergierender Faserverlauf.

c) Insertion.

1) Fast die gesamte Vorderkante der Humerus-Dorsalseite wird von der pars brevis für die Insertion in Anspruch genommen, und damit auch, was später für die funktionelle Besprechung wichtig sein wird, die Vorderkante

	n	M (cm³)	σ	m	t	t·m	V	I (cm³)
Apus apus	1	./.	./.	./.	./.	./.	./.	./.
Columba domestica	1	o,164	./.	./.	./.	./.	./.	./.
Pharomachrus mocinno	1	o,385	./.	./.	./.	./.	./.	./.
Turdus merula	1	o,39o	./.	./.	./.	./.	./.	./.
Pica pica	5	o,523	±o,o23	±o,o1o3	2,8	±o,o287	4,39	o,457-o,589=o,132
Corvus frugilegus	5	o,578	±o,o24	±o,o1o9	2,8	±o,o3o5	4,23	o,465-o,65o=o,175
Pyrrhocorax graculus	3	o,591	±o,o27	±o,o156	4,3	±o,o67o	4,56	o,547-o,621=o,o74
Corvus corone	12	o,634	±o,o25	±o,oo72	2,2	±o,o158	3,99	o,522-o,743=o,221
Coloeus monedula	2	o,671	±o,o46	±o,o325	12,7	±o,413	6,83	o,627-o,719=o,o92
Falco subbuteo	1	o,675	./.	./.	./.	./.	./.	./.
Garrulus glandarius	1o	o,711	±o,o44	±o,o139	2,3	±o,o32o	6,13	o,62o-o,78o=o,16o
Corvus corax	1	o,771	./.	./.	./.	./.	./.	./.
Accipiter gentilis	1	1,1oo	./.	./.	./.	./.	./.	./.
Buteo buteo	1	1,117	./.	./.	./.	./.	./.	./.

Tab.6. Volumina des supinierenden Teiles der pars brevis des M.deltoideus major mit statistischen Angaben über die individuelle Variabilität der untersuchten Corviden. Bezogen auf 5oog-Körpergewicht. Artenfolge nach Größe des Mittelwertes M. Erklärung der Signaturen in Tab.1.

der Crista lateralis humeri.

2) Gegen das Humerusende geht der Muskel in eine kurze, rel.dünne Sehne über, die am Proc.supracondyloideus lateralis inseriert.

Funktion.

Die Funktion der pars brevis setzt sich aus Supination und Flügelhub zusammen. Beide Anteile können verschieden ausgebildet sein. Die Scheidelinie wurde parallel zu dem Faserverlauf gezogen, den die Muskelfibrille an der Übergangsstelle der Crista lateralis humeri in den Humerusschaft festlegt (Abb.14, GH). Der von hier aus sich proximal erstreckende Abschnitt hat in seiner Funktion fast ausschließlich supinierenden Charakter. Da sich die Muskelmessungen am frischen Material nur auf die pars brevis als Ganzes erstreckten, so mußte zur Volumenermittlung des Supinators ein kleiner Umweg eingeschlagen werden. An allen Individuen, die nach der Frischuntersuchung in Alkohol konserviert worden waren, wurde die pars brevis der anderen Seite herauspräpariert und der Anteil der supinierend wirkenden Partie am Gesamtmuskel volumetrisch festgestellt. Durch Übertragung des Prozentsatzes auf die Volumenwerte der frisch untersuchten Muskeln ergibt sich die Zusammenstellung der Tab.6. Auch hier sind z.T. erhebliche Unterschiede in der Entwicklung dieses Muskelteiles festzustellen. Sie können das 7fache in den Extremwerten (Columba - Buteo) erreichen, beim Mauersegler ist sogar die gesamte pars brevis des M.deltoideus major nicht mehr ausgebildet.

Über den oft beträchtlich abweichenden Entwicklungszustand des aufschlagenden Anteiles unterrichtet Tab.7. Von diesem Muskelabschnitt kann jedoch nur eine kleine Komponente der wirkenden Kraft tatsächlich hebend auf den Knochen wirken (AD, Abb. 14), während der größte Teil der aufgewendeten Energie in Richtung der Humeruslängsachse gegen den Körper drückt (AC, Abb.14).

Variabilität.

1) Supinationsteil.

Nach Tab.6 und Abb.16 weist die geringste individuelle Variabilität im Muskelvolumen die Rabenkrähe mit 3,99% ihres Mittelwertes auf. Es folgen der Reihe nach die Saatkrähe mit 4,23, die Elster mit 4,39 und die Alpendohle mit 4,56%. Die

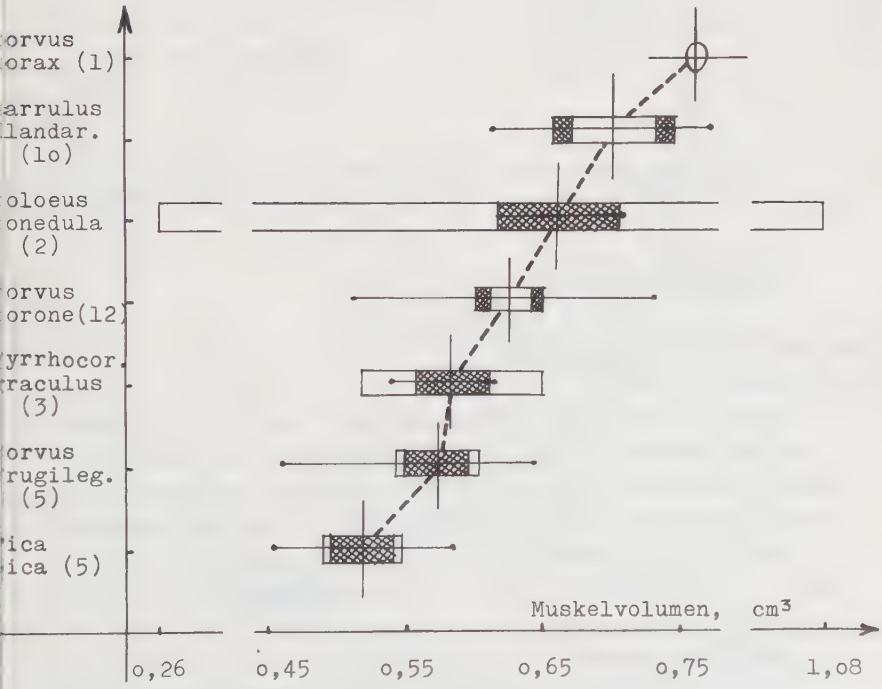
	n	M (cm³)	σ	m	t	t·m	V	I (cm³)
Apus apus	1	%	%	%	%	%	%	%
Columba domestica	1	o,17	%	%	%	%	%	%
Buteo buteo	1	o,393	%	%	%	%	%	%
Falco subbuteo	1	o,435	%	%	%	%	%	%
Turdus merula	1	o,72	%	%	%	%	%	%
Pharomachrus mocinno	1	o,935	%	%	%	%	%	%
Accipiter gentilis	1	1,o5	%	%	%	%	%	%
Pyrrhocorax graculus	3	1,o7	±o,o5	±o,o289	4,3	±o,124	4,62	1,o2o-1,145=o,125
Coloeus monedula	2	1,26	±o,16	±o,113	12,7	±1,435	12,7o	1,1o7-1,432=o,325
Corvus frugilegus	5	1,36	±o,112	±o,o5o	2,8	±o,14o	8,22	1,o97-1,565=o,468
Corvus corax	1	1,46	%	%	%	%	%	%
Corvus corone	12	1,54	±o,o44	±o,o127	2,2	±o,o279	2,86	o,39o-1,815=o,425
Pica pica	5	o,56	±o,o75	±o,o335	2,8	±o,o94	4,83	1,44 - 1,7o=o,26
Garrulus glandarius	1o	1,82	±o,o9	±o,o285	2,3	±o,o66	4,93	1,69- 2,o25=o,335

Tab.7. Volumina des aufschlagenden Teiles der pars brevis des M.deltoideus major mit statistischen Angaben über die individuelle Variabilität der untersuchten Corviden. Bezogen auf 5oog-Körpergewicht. Artenfolge nach Größe des Mittelwertes M. Erklärung der Signaturen in Tab.1.

größten Variationsbreiten lassen Eichelhäher und Dohle erkennen, für die Werte von 6,13 bzw.6,83% ihrer Mittel angegeben werden.

2) Aufschlagsteil.

Auch hier fällt die individuelle Variabilität des Muskelvolumens am niedrigsten bei der Rabenkrähe aus, sie wird mit einem Wert von 2,86% in Tab.7 (Spalte V) und Abb.17 angegeben. Es folgt in einigem Abstand eine Gruppe von drei Arten: die Alpendohle mit 4,62, die Elster mit 4,83 und der Eichelhäher mit 4,93% des jeweiligen Mittelwertes. Die Saatkrähe weist eine Variationsbreite von 8,22% auf, die noch von der Dohle mit einem Wert von 12,7o% des Volumenmittels übertroffen wird.



bb.16.M.deltoideus major pars brevis.Supinationsteil.Variabilität des Volumens.Bezogen auf 5oog-Körpergewicht.Zeichenerklärung in Abb.5.

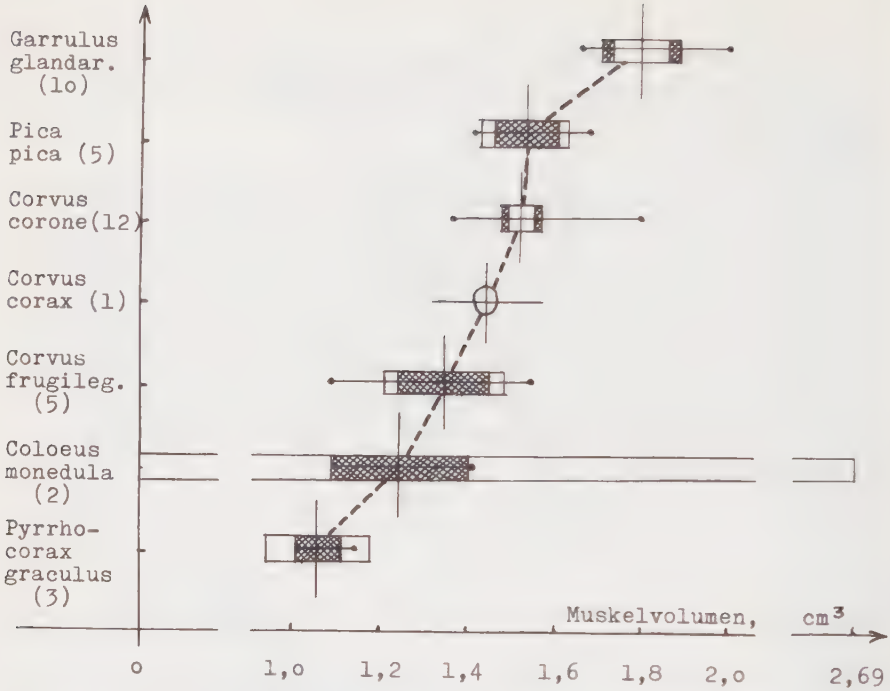


Abb.17. M.deltoideus major pars brevis. Aufschlagsteil. Variabilität des Volumens. Bezogen auf 5oog-Körpergewicht. Zeichenerklärung in Abb.5.

b) Pars longa (Abb.15).

A. Beschreibung.

1) Allgemeiner Teil.

Kaudal von der pars brevis schließt sich eng ein bandförmiger Muskelteil an, der als pars longa des M.deltoideus major bezeichnet wird. Er beteiligt sich distalwärts an der kurzen Sehnenbildung der pars brevis, um an dem genannten Vorsprung (Proc.supracondyloideus lateralis) des Humerusendes zu inserieren.

2) Spezieller Teil.

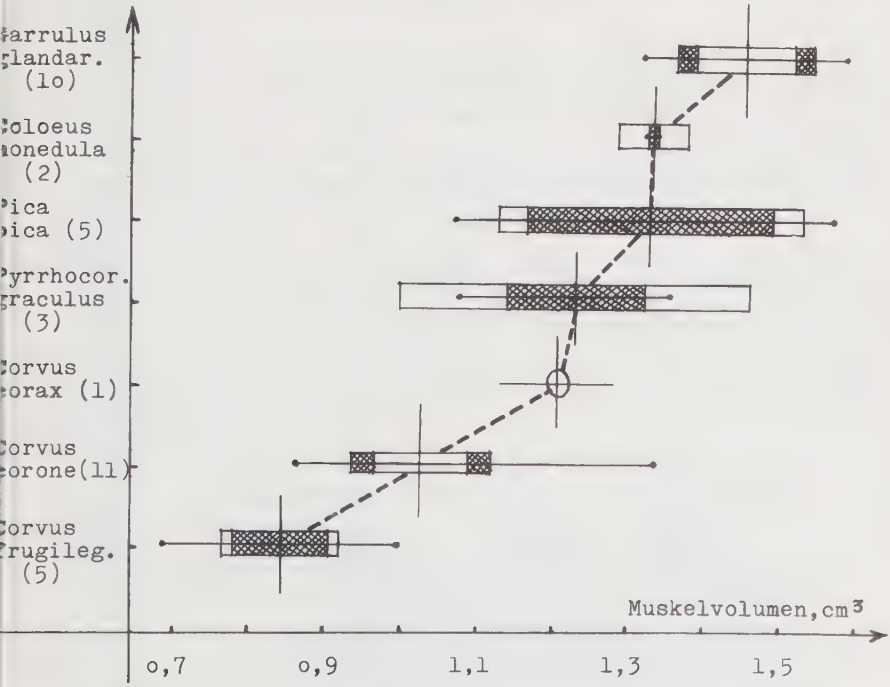
a) Ursprung. Während die Hauptmasse des Muskels bei allen hier untersuchten Corviden stets fleischig an der Dorsalfläche der Clavicula entspringt, nimmt ein kleinerer Teil seinen Ursprung sehnig von der vordersten Dorsalecke der Scapula.

b) Verlauf. Beide Abschnitte besitzen einen parallelfaserigen Aufbau. Der sehnig entspringende Teil vermischt sich mit den knochennahen Partien der pars brevis und tendiert ebenso wie die Hauptmasse der pars longa dazu, in sehnige Verbindungen mit dem Humerusschaft zu treten.

c) Insertion. Beide Gruppen beteiligen sich an der kurzen Sehnenbildung der pars brevis, um mit ihr zusammen am Processus supracondyloideus lateralis zu inserieren.

. Funktion.

Die Funktion der pars longa besteht allein in der Adduktion des Humerus (Abb.15). Die dazu erforderliche Kraft BA beträgt jedoch nur einen Bruchteil der insgesamt von diesem Muskelteil aufgewendeten Energie. Die größere Komponente BD wirkt in Richtung der Humeruslängsachse gegen das Schultergelenk (ähnlich wie beim Aufschlagsteil der pars brevis, AC der Abb.14). Die Größe BA ist neben der eigentlichen Muskelkraft noch abhängig



bb.18.M.deltoideus major pars longa.Variabilität des Volumens.Bezogen auf 5oog-Körpergewicht.Zeichenerklärung in Abb.5.

	n	M (cm³)	σ	m	t	t·m	V	I (cm³)
Apus apus	1	0,115	%	%	%	%	%	%
Columba domestica	1	0,347	%	%	%	%	%	%
Buteo buteo	1	0,58	%	%	%	%	%	%
Corvus frugilegus	5	0,84	±0,059	±0,0264	2,8	±0,074	7,0	0,69-0,99=0,30
Accipiter gentilis	1	0,98	%	%	%	%	%	%
Corvus corone	11	1,02	±0,088	±0,0265	2,2	±0,0583	8,6	0,86-1,32=0,46
Corvus corax	1	1,20	%	%	%	%	%	%
Pyrrhocorax graculus	3	1,22	±0,09	±0,052	4,3	±0,224	7,4	1,07-1,34=0,27
Coloeus monedula	2	1,32	±0,005	±0,0035	12,7	±0,045	0,4	1,32-1,33=0,01
Pica pica	5	1,32	±0,157	±0,070	2,8	±0,196	11,9	1,07-1,56=0,49
Pharomachrus mocinno	1	1,32	%	%	%	%	%	%
Falco subbuteo	1	1,42	%	%	%	%	%	%
Garrulus glandarius	10	1,45	±0,087	±0,0275	2,3	±0,0633	6,0	1,32-1,58=0,26
Turdus merula	1	1,51	%	%	%	%	%	%

Tab.8. Volumina der pars longa des M.deltoideus major mit statistischen Angaben über die individuelle Variabilität der untersuchten Corviden. Bezogen auf 500g-Körpergewicht. Artenfolge nach Größe des Mittelwertes M. Erklärung der Signaturen in Tab.1.

von der auf die Knochenlängsachse wirkenden Kraft r i c h - t u n g , also vom Winkel α der Abb.15.

Die gemessenen Volumina der pars longa gibt Tab.8 wieder.

C. Variabilität.

Die individuelle Variabilität im Volumen der pars longa des M.deltoideus major liegt mit o,4% des Mittelwertes bei der Dohle am niedrigsten (Tab.8, Spalte V; Abb.18). Zwischen 6,o und 8,6% liegen die Variationsbreiten der meisten übrigen Corviden, wozu der Eichelhäher (6,o), die Saatkrähe (7,o), die Alpendohle (7,4) und die Rabenkrähe (8,6) gehören. Die größte Variabilität zeigt sich bei der Elster mit einem Wert von 11,9% ihres Mittels.

M. coraco-brachialis posterior.

A. Beschreibung.

1) Allgemeiner Teil.

Wie Abb.1o zeigt entspringt der M.coraco-brachialis posterior an der hinteren Hälfte des Coracoid, und inseriert an einem kaudal gelegenen Höcker des Humerus (= Tuberculum mediale humeri). Vom fleischigen Ursprung konvergieren die Fasern ziemlich stark zur sehnigen Insertion.

2) Spezieller Teil.

Bei allen untersuchten Corviden-Arten nimmt der M.coraco-brachialis posterior seinen Ursprung von der ventro-lateralen Coracoidfläche, auf der sich das Feld des entspringenden Muskels bei den einzelnen Arten verschieden weit kranialwärts erstreckt:

Corvus corax.....	$<$ 1/2	d.Coracoidlänge
Pyrrhocorax graculus...		
Corvus corone.....	~1/2	"
Coloeus monedula.....		
Corvus frugilegus.....	$>$ 1/2	"
Pica pica.....	fast 2/3	"
Garrulus glandarius.....	$>$ 2/3	"

Auch hinsichtlich der K a u d a l erstreckung dieser Ursprungsfläche sind Unterschiede zwischen den Arten festzu-

	n	M (cm³)	σ	m	t	t·m	V	I (cm³)
Buteo buteo	1	0,738	%	%	%	%	%	%
Columba domestica	1	0,75	%	%	%	%	%	%
Turdus merula	1	0,77	%	%	%	%	%	%
Accipiter gentilis	1	0,885	%	%	%	%	%	%
Apus apus	1	0,90	%	%	%	%	%	%
Corvus frugilegus	5	0,90	±0,04	±0,0179	2,8	±0,050	3,96	0,79-1,08=0,29
Corvus corone	11	0,91	±0,07	±0,0211	2,2	±0,046	7,3	0,75-1,05=0,30
Garrulus glandarius	11	0,92	±0,09	±0,027	2,2	±0,060	9,8	0,75-1,15=0,40
Pyrrhocorax graculus	5	0,93	±0,04	±0,0179	2,8	±0,050	4,81	0,74-1,12=0,38
Coloeus monedula	2	0,98	±0,06	±0,0424	12,7	±0,539	6,2	0,92-1,04=0,12
Pica pica	6	1,02	±0,03	±0,0122	2,6	±0,032	2,94	0,89-1,10=0,21
Corvus corax	1	1,02	%	%	%	%	%	%
Pharomachrus mocinno	1	1,03	%	%	%	%	%	%
Falco subbuteo	1	1,09	%	%	%	%	%	%

Tab.9. Volumina des M.coraco-brachialis posterior mit statistischen Angaben über die individuelle Variabilität der untersuchten Corviden. Bezogen auf 500g-Körpergewicht. Artenfolge nach Größe des Mittelwertes M. Erklärung der Signaturen in Tab.1.

stellen. So wird von ihr die Impressio sterno-coracoidea des Sternum in unterschiedlichem Ausmaß bedeckt, u.zw. bei

Corvus corax.....vollständig
Pica pica.....fast vollständig
Pyrrhocorax graculus....zu 4/5
Corvus corone.....
Corvus frugilegus.....} zu 2/3
Coloeus monedula.....
Garrulus glandarius.....nur ganz geringfügig

Bei allen Corviden-Arten entspringt der Muskel fleischig, ist ziemlich lang und schmal ausgebildet, nicht gefiedert, und inseriert starksehnig am Tuberculum mediale humeri.

B. Funktion.

Am toten, präparierten Vogel zeigt dieser Muskel eine klare und scheinbar eindeutige Supinationswirkung auf den Flügel. Doch ließe sich für den Flug auch noch eine andere funktionelle Bedeutung des M.coraco-brachialis posterior denken, die auf die Einstellung der Körperlängsachse in die Horizontallage, vielleicht auch noch darüber hinaus (nach vorn-unten) ausgerichtet ist. Hierzu wird in der Diskussion noch etwas zu sagen sein (S.87).

Auch bei diesem Muskel treten einige Unterschiede in der Ausbildung auf (Tab.9), doch machen sie sich nicht in dem Maße bemerkbar wie bei den bisher behandelten Flugmuskeln.

C. Variabilität.

Die Variabilität des Volumens des M.coraco-brachialis posterior fällt mit 2,94% des Mittelwertes am niedrigsten bei der Elster aus (Tab.9: Spalte V; Abb.19). Ihr schließen sich ziemlich dicht Saatkrähe und Alpendohle mit Werten von 3,96 bzw. 4,81% ihrer Mittel an. Bei der Dohle hat die Variationsbreite schon merklich zugenommen (6,2%) und erhöht sich auf 7,3% bei der Rabenkrähe bis sie ihr Maximum von 9,8% des Mittels im Eichelhäher erreicht.

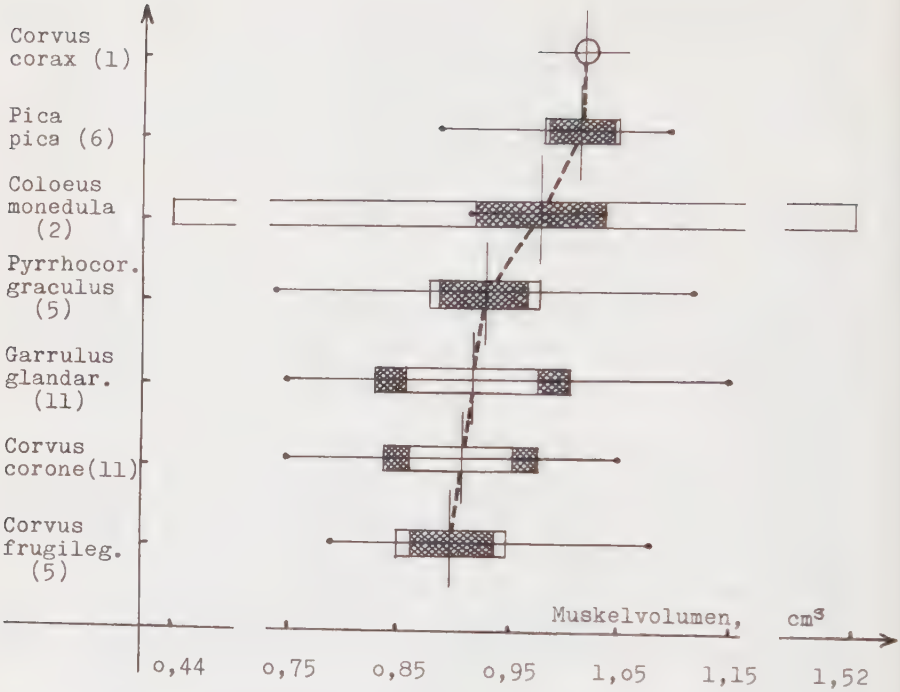


Abb.19.M.coraco-brachialis posterior.Variabilität des Volumens. Bezogen auf 5oog-Körpergewicht.Zeichenerklärung in Abb.5.

D i s k u s s i o n

1)M.deltoideus propatagialis

a)Pars longa

Nach Tab.1 treten in der Entwicklung dieses Muskels z.T.erhebliche Unterschiede zwischen den einzelnen Arten auf. Daraus kann auf verschieden starke Spannung der Flügelvorderkanten geschlossen werden, wenn man interspezifische physiologische Gleichwertigkeit der Flugmuskulatur voraussetzt. Tut man dies und greift von allen untersuchten Arten die Corviden heraus, ordnet sie nach ihrem Flugtyp (B.K.STEGMANN, 1955) und betrachtet dann den Spannungsgrad der Flügelvorderkanten, so ergibt sich folgendes:

1) Die Alpendohle, die im Gegensatz zu den übrigen Krähenvögeln vorwiegend segelt, besitzt die geringste Spannung des vorderen Flügelrandes.
2) Elster und Eichelhäher, die als Waldformen in erster Linie aufrütteln und nur selten größere Entfernungen im Streckenflug zurücklegen (B.K.STEGMANN, 1955) weisen gegenüber der Alpendohle eine größere Spannkraft der Flügelvorderkante auf, sie erreicht aber noch nicht die Stärke der nächsten Fluggruppe.
3) Als ausgesprochene Streckenflieger sind Rabenkrähe, Saatkrähe, Dohle und Kolkrabe ausgezeichnet. Bei ihnen scheint die Flügelvorderkante am kräftigsten entwickelt zu sein.

Prüft man die gefundenen Unterschiede der Volumenwerte der pars longa auf ihre Signifikanz, so ergeben sich (mit Ausnahme der Rabenkrähe) echte Unterschiede zwischen den jeweiligen Fluggruppen (Tab.1). Es erhebt sich nun die Frage nach der flugbiologischen Bedeutung dieses Muskels. Hierfür kommen folgende Möglichkeiten in Frage:

1) Die anatomische Lage dieses Muskels verführt allzu leicht dazu, seine Funktion in der aktiven Verkleinerung der Armflügelfläche (von der proximalen Körperseite bis zum Handgelenk) durch Anziehen des Unterarmes zu sehen. Dies mag auch der Grund sein, weswegen in allen bisherigen funktionell orientierten Arbeiten eine solche Auffassung geteilt wird. Gegen die aktive Beteiligung der pars longa an der Verkleinerung der Flugfläche spre-

chen folgende Argumente:

a) Wie bei der Beschreibung erwähnt wurde, setzt sich der Muskel distal in die Propatagialsehne fort, deren proximaler Teil (oft über die Hälfte) elastisch dehnbar ausgebildet ist. Eine solche anatomische Konstruktion erscheint für Zugbeanspruchungen wenig geeignet. Um ein einigermaßen straffes System zu bekommen, müssen die Antagonisten der verschiedenen Muskeln mit beansprucht werden. Als solcher ist für die pars longa der M.triceps brachii anzusehen, dessen Funktion in der Vergrößerung des Winkels zwischen Humerus und Ulna liegt. Soll jetzt die Flugfläche beispielsweise verkleinert werden, so wird die Spannkraft des Antagonisten in demselben Maße nachlassen, wie die der pars longa zuzunehmen hat. Daß hierzu eine elastische Sehne geeignet sein soll, ist sehr zu bezweifeln. Vielmehr scheint eine solche Ausbildung geeignet, sich den Beanspruchungen durch die beim Flügelschlag auftretenden Luftkräfte bis zu einem bestimmten Grad anzupassen.

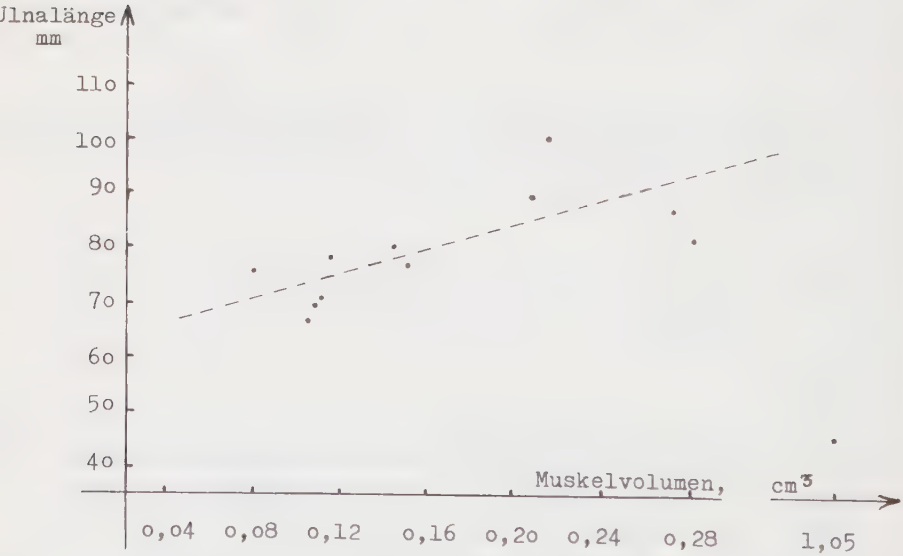


Abb.2o. Volumen des M.deltoideus propatagialis pars longa und Ulnalänge. Nach Tab.1 und 11. Mit anwachsendem Muskelvolumen zeigt sich als Tendenz (unterbrochene Linie) eine Zunahme der Ulnalänge (mit Ausnahme von Apus apus).

b) Läge die Hauptaktivität dieses Muskels in der Verringerung der Armflügelfläche, so hätte er eine bestimmte Kraft auf den Unterarm auszuüben, um ihn an den Körper zu adduzieren. Ist diese Kraft groß, so wird für den gleichen Muskeleffekt nur ein kleinerer Hebel benötigt als bei einem geringeren Zug, der einen längeren Kraftarm beansprucht.[4] Somit müßte sich mit Anstieg der Kraftgrößen eine g e g e n l ä u f i g e T e n d e n z der Ulnalängen bemerkbar machen. Dies ist jedoch nicht der Fall: wie ein Vergleich der Volumina mit den Ulnalängen zeigt (Abb.2o), trifft das genaue Gegenteil zu (wenn man einmal von Apus apus absieht).

Dagegen könnte nun eingewendet werden, daß das Muskelvolumen nicht mit der Kraft eines Muskels gleichgesetzt werden kann. Denn für die Kraft eines Muskels ist seine Querschnittsfläche maßgebend. Durch folgende Überlegung gelang es, wenigstens Näherungswerte für die Querschnittsflächen der pars longa zu berechnen: Wie aus der Beschreibung hervorgeht, besitzt dieser Muskel eine schmal-zylindrische Gestalt. Da sich der Rauminhalt und somit auch das Volumen eines zylindrischen Körpers aus dem Produkt der Grundfläche mit der Höhe ergibt, so muß es möglich sein, umgekehrt mittels Division des Volumens durch die Höhe (= Muskellänge) den durchschnittlichen Querschnitt zu bekommen (Mittelwerte in mm^2, bezogen auf 5oog-Körpergewicht):

Pyrrhocorax graculus	(5)	2,79
Corvus corone	(7)	3,58
Garrulus glandarius	(9)	3,78
Pica pica	(5)	4,19
Coloeus monedula	(2)	4,49
Corvus frugilegus	(4)	4,54
Accipiter gentilis	(1)	5,25
Turdus merula	(1)	5,32
Corvus corax	(1)	6,45
Buteo buteo	(1)	7,15
Falco subbuteo	(1)	9,3o
Apus apus	(1)	4o,5o

---

ach dem physikalischen Gesetz: Kraft·Kraftarm = Last·Lastarm.

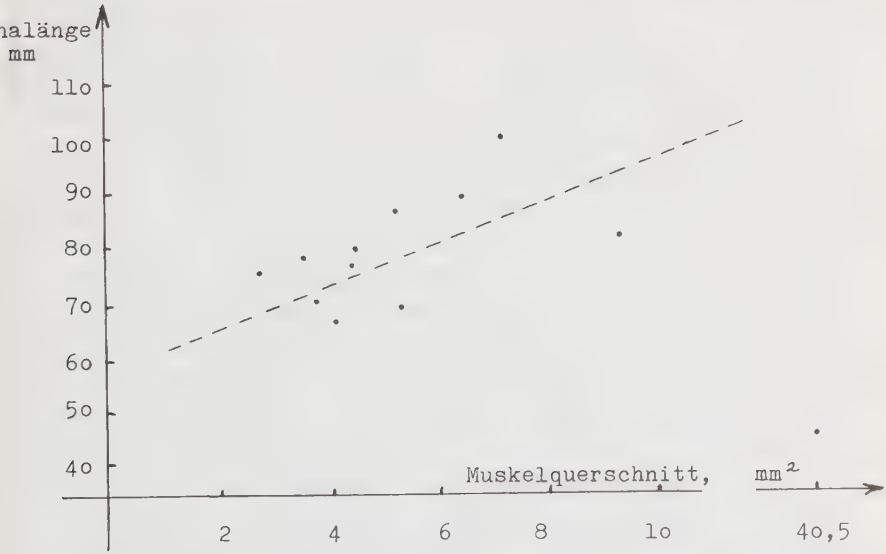
	n	M	σ	m	t	t·m	V	I
Pyrrhocorax graculus	5	6,09	±1,00	±0,45	2,8	± 1,25	16,45	4,70-8,30=3,60
Pica pica	5	7,20	±0,54	±0,24	2,8	± 0,67	7,45	5,54-8,87=3,33
Garrulus glandarius	9	7,95	±1,20	±0,40	2,3	± 0,92	15,10	6,35-10,15=3,80
Corvus corone	8	9,25	±0,41	±0,14	2,4	± 0,35	4,44	6,55-12,39=5,84
Corvus frugilegus	4	11,76	±1,60	±0,80	3,2	± 2,56	13,60	8,00-15,20=7,20
Coloeus monedula	2	11,64	±1,55	±1,10	12,7	±13,92	13,75	10,19-13,30=3,11

Tab.10.M.deltoideus propatagialis pars longa.Statistische Angaben über die Variabilität der Größe Volumen×Ulnalänge.Bezogen auf 500g-Körpergewicht.Artenfolge wie in Tab.1.

Ein Vergleich dieser Werte mit den Ulnalängen (Abb.21) führt zu einem ähnlichen Ergebnis wie Abb.2o.

c) Neben der pars longa des M.deltoideus propatagialis sind bei allen untersuchten Arten noch drei andere Muskeln ausgebildet, nämlich M.deltoideus propatagialis pars brevis, M.biceps brachii und M.brachialis inferior, deren Funktion nur in der Verkleinerung der Flugfläche liegen kann. Dies und die Tatsache, daß zudem diese Muskeln rel.so mächtig entwickelt sind, daß die Summe ihrer Volumina denjenigen Wert der pars longa innerhalb der Corviden um das 16-25fache (!) übertrifft (Tab.1, 2, 5), dürfte ebenfalls dafür sprechen, daß eine aktive Beteiligung der pars longa an der Verkleinerung der Flugfläche unwahrscheinlich ist. Denn was kann ein Muskel, der nur 1/2o einer bereits gegebenen Kraft beizusteuern vermag, noch wesentliches zu diesem Muskeleffekt beitragen?

d) Auch die im folgenden erläuterte Zunahme der Variabilität bei den meisten Corviden-Arten scheint gegen eine solche Erklärungsmöglichkeit zu sprechen. Multipliziert man den indi-



b.21. Muskelquerschnitt des M.deltoideus propatagialis pars longa und Ulnalänge. Mit anwachsendem Muskelquerschnitt zeigt sich als Tendenz (unterbrochene Linie) eine Zunahme der Ulnalänge (mit Ausnahme von Apus apus).

viduellen Volumenwert der pars longa mit der zugehörigen Ulnalänge (wie es bei Akzeption der geforderten Annahme nach dem physikalischen Grundgesetz von Kraft · Kraftarm zu geschehen hat), berechnet aus den so erhaltenen Werten den Variabilitätskoeffizienten V (Tab.1o) und vergleicht ihn mit jenem der Volumenwerte (Tab.1), so zeigt sich bei 2/3 der Corviden eine Zunahme (+) und eigenartigerweise bei Corvus corone und C.frugilegus eine Abnahme (-) der Variabilität:

	Grad der Zu- bzw.Abnahme der Variabilität
Coloeus monedula.....	+ 5,55
Garrulus glandarius.....	+ 2,6o
Pyrrhocorax graculus.....	+ 1,65
Pica pica.....	+ o,95
Corvus frugilegus.....	- 1,5o
Corvus corone.....	-1o,o6

Die Zunahme der Variabilität kann nur durch eine falsche Kombination von Muskel und Kraftarm erklärt werden, wie sie sich als Folge einer falschen Annahme ergeben muß. Denn der Muskel bildet mit seinen Kraft- und Lastarmverhältnissen ein geschlossenes System, in dem er zur Aufrechterhaltung der Funktion eine regulierende Rolle zu spielen vermag. So führt beispielsweise vermindertes Knochenlängenwachstum zu einem kleineren Kraftarm, dessen Nachteil durch verstärkte Muskelausbildung wieder behoben werden kann. Die M u l t i p l i k a t i o n beider Größen ergibt also wieder den Normalwert, obwohl beide Größen für sich allein betrachtet einmal über der Norm und das andere mal darunter liegen. Bei einer falschen Kombination - wenn also z.B.eine unrichtige Annahme die D i v i s i o n des Muskelvolumens durch den Kraftarm fordert - muß der errechnete Wert im gegebenen Beispiel stärker vom Mittel abweichen, als es bei den Einzelgrößen der Fall ist. Dadurch ergibt sich eine Zunahme der Variabilität. Natürlich können auch Faktoren, die noch nicht erkannt worden sind und deswegen nicht berücksichtigt werden können, eine ähnliche Wirkung verursachen. Vielleicht liegt ein ähnlicher Grund für die Variabilitätsa b n a h m e bei Raben- und Saatkrähe vor, der sich noch unseren Kenntnissen entzieht.

Eine andere Deutungsmöglichkeit könnte man in den besonderen Strömungsverhältnissen an der Flügelvorderkante sehen. Durch einen positiven Anstellwinkel wird die Strömung auf der Flügelunterseite verlangsamt und auf der Oberseite beschleunigt. Dabei erreicht sie vorn über der "Flügelnase" die größte Geschwindigkeit (v.HOLST, 1943, S.414). D.h. daß ein Druck auf die Flügelunterseite und ein Sog auf die Flügeloberseite ausgeübt wird. Die Sogwirkung macht sich mit steigendem Anstellwinkel in zunehmendem Maße vor allem an der Flügelvorderkante bemerkbar (v.HOLST, 1943, S.413). Neben dem Anstellwinkel sind die Größen von Druck und Sog außerdem abhängig: 1)vom Quadrat der Anströmgeschwindigkeit und 2)von der Größe der angeblasenen Fläche. Bei letzterer kann es sich in diesem Zusammenhang nur um die des Propatagium handeln. Gelingt es demnach, die Propatagialflächen zahlenmäßig zu erfassen, so müßte man mittels Division der Volumina der pars longa durch die jeweiligen Flächengrößen Werte bekommen, die nur noch von Anströmgeschwindigkeit und Anstellwinkel bestimmt werden. Es ist anzunehmen, daß die Größenordnung dieser Werte zu einem großen Teil von der Anströmgeschwindigkeit festgelegt wird. U.zw. deswegen, weil dieser Faktor, im Gegensatz zu dem des Anstellwinkels, ins Quadrat erhoben werden muß, wodurch er einen stärkeren Einfluß auf die Größenbestimmung der Angaben erhält. Somit könnte ein Vergleich dieser Werte mit Beobachtungen über die Fluggeschwindigkeit prüfen, ob die dargelegte Ansicht über die Wirkung der pars longa zu recht besteht oder nicht.

Die Propatagialfläche hat die Form eines Dreieckes (Abb.3), das von Humerus, Ulna und der pars longa gebildet wird. Nimmt man an, daß Humerus und Ulna einen Winkel von 90° bilden, so läßt sich die Fläche aus den bekannten Ober- und Unterarmlängen berechnen (s.Fußnote 1, S.12). Die Volumina pro 1 mm^2 Propatagiumfläche zeigt Tab.11.

Für diese Vorstellung sprechen folgende Punkte:

a) Große Übereinstimmungen mit Naturbeobachtungen.

1) Innerhalb der Corviden zeigen die größten Anströmgeschwindigkeiten die Streckenflieger (Tab.11). Dies steht in Einklang mit Flugbeobachtungen. Eine Ausnahme bildet lediglich die Rabenkrähe.

	n	Humerus-länge. Mittel-werte. mm	Ulnalänge. Mittel-werte. mm	Propatagi-umfläche. Mittelwer-te. Humerus ⌂ Ulna mm²	Vol.d.pars longa d.M. delt.prop. Mittelwer-te. cm³	Vol.d.pars longa d.M. delt.prop. pro 1mm² Pro-patagiumflä-che. x10000	Signi-fikanz
.Pyrrhocorax graculus	5	58,8	75,4	2210	0,081	0,369	
.Corvus corone	8	66,8	77,8	2600	0,117	0,460	+
Buteo buteo	1	86,1	100,0	4305	0,216	0,500	+
.Garrulus glandarius	9	61,0	70,2	2140	0,112	0,528	
Turdus merula	1	59,0	69,1	2040	0,110	0,540	
.Pica pica	5	59,5	66,2	1972	0,108	0,546	-
.Corvus frugilegus	4	66,3	79,9	2650	0,146	0,551	-
.Coloeus monedula	2	64,8	76,9	2490	0,152	0,609	-
.Corvus corax	1	70,7	89,0	3140	0,290	0,670	
Accipiter gentilis	1	77,9	86,7	3360	0,275	0,819	
Falco subbuteo	1	73,2	81,9	3000	0,282	0,960	
Apus apus	1	30,0	45,5	681	1,050	1,540	

Tab.11.M.deltoideus propatagialis pars longa.Verhältnis des Volumens zur Fläche des Propatagium.Die übrigen Angaben bezogen auf 500g-Körpergewicht.Mittelwerte.Geordnet nach der Größe des genannten Verhältnisses.Gruppen sich darin nicht signifikant unterscheidender Corviden sind durch Kästchen zusammengefaßt.

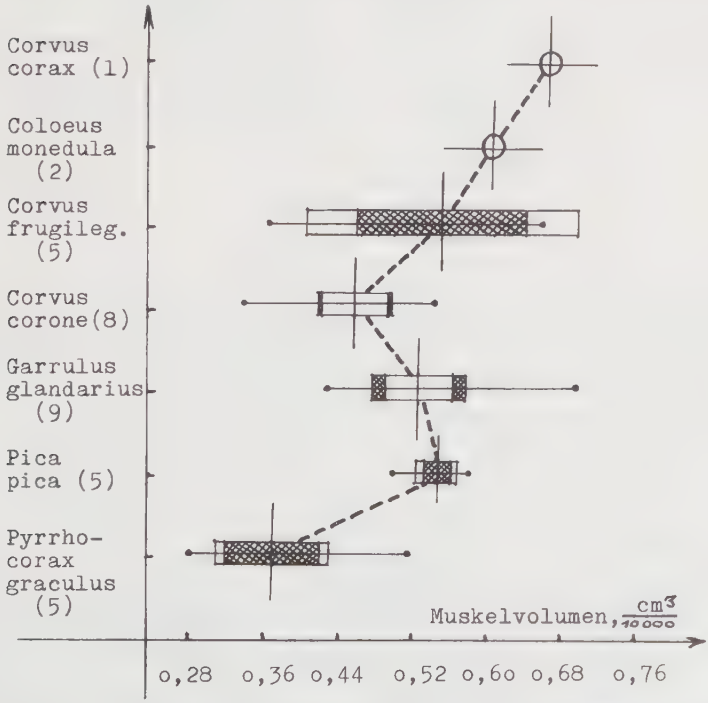
2) Mit Zunahme der Fluggeschwindigkeit, wie sie in der Reihenfolge Habicht-Baumfalk-Mauersegler zum Ausdruck kommen dürfte, steigen die Werte für die Anströmgeschwindigkeiten (Tab.11). Damit zeigt sich ebenfalls eine Übereinstimmung mit der Naturbeobachtung.
3) Die niedrigsten Anströmgeschwindigkeiten lassen die segelnden Arten erkennen (Tab.11). Auch hierfür können einige Beobachtungen angeführt werden:
   a) Die Tatsache, daß der Segelflug häufig in Aufströmungen stattfindet, die für uns Menschen kaum wahrnehmbar sind, läßt nur den Schluß einer geringen Anströmgeschwindigkeit zu.
   b) Die nie sehr hohe Segelgeschwindigkeit kann nur auf eine geringere Anströmgeschwindigkeit zurückgeführt werden.
   c) Während Kolkraben im Ruderflug ein deutlich hörbares Fluggeräusch verursachen, ist es mir noch nie gelungen, ein solches während ihres Segelfluges wahrzunehmen (zahlreiche, oft ganztägige Beobachtungen aus den Jahren 1956/57/58 auf dem Wallberg (Tegernsee), wo die Vögel häufig dicht über mir dahinflogen). Auch diese Beobachtung läßt eine geringere Anströmgeschwindigkeit beim Segeln als im horizontalen Ruderflug vermuten.
   d) Die rel.sehr großen Flugflächen der segelnden Arten (Tab.2o) legen ihre funktionelle Bedeutung nahe, die allein in der Nutzung selbst geringer Aufströme gesehen werden kann.
4) Die Anströmgeschwindigkeiten der Aufrüttler liegen zwischen denen der Segel- und Streckenflieger (Tab.11). Dies kann ebenfalls mit Naturbeobachtungen in Übereinstimmung gebracht werden. Doch dürften sich ihre Fluggeschwindigkeiten eher denen der Segelflieger nähern.

Abnahme der "funktionellen Variabilität" gegenüber jener des Muskelvolumens. Beim Vergleich der Variabilitätskoeffizienten für die Druck- und Sogverhältnisse am Flügelvorderrand (= Volumen/1mm^2 Propatagiumfläche) mit jenen des Muskelvolumens läßt sich feststellen, daß - mit Ausnahme der Saatkrähe - sämtliche Koeffizienten niedriger liegen, als dies bei der

	n	M ($\frac{cm^3}{10000}$)	σ	m	t	t·m	V	I ($\frac{cm^3}{10000}$)
Pyrrhocorax graculus	5	0,369	±0,049	±0,0219	2,8	±0,0613	13,3	0,280-0,515=0,235
Pica pica	5	0,546	±0,017	±0,0076	2,8	±0,0213	3,1	0,497-0,580=0,083
Garrulus glandarius	9	0,528	±0,052	±0,0174	2,3	±0,0400	9,9	0,431-0,699=0,268
Corvus corone	8	0,460	±0,041	±0,0145	2,4	±0,0380	8,9	0,339-0,550=0,211
Corvus frugilegus	4	0,551	±0,093	±0,0465	3,8	±0,1480	16,8	0,365-0,668=0,303
Coloeus monedula	2	0,609	±0,000	±0,0000	12,7	±0,0000	0,0	0,609-0,609=0,000
Corvus corax	1	0,670	%	%	%	%	%	%

Tab.12. M.deltoideus propatagialis pars longa. Statistische Angaben über die Variabilität des Volumens pro 1 mm² Propatagiumfläche. Bezogen auf 500g-Körpergewicht. Artenfolge wie in Tab.1 und 10.

Betrachtung des Muskelvolumens für sich allein der Fall war (Tab.12, 1; Abb.22, 5). Dies ist mit einiger Wahrscheinlichkeit als eine Bestätigung der hier vertretenen Ansicht über die Ursache der verschiedenen Flügelvorderkanten-Spannungen anzusehen. Über die Beziehungen zwischen der Variabilitäts-zu- oder -abnahme und der richtigen oder falschen Kombination funktionell zusammengehöriger Größen, wurde bereits unter 1d) näheres ausgeführt.- Im vorliegenden Fall liegen bei der Dohle die Abweichungen vom Mittelwert bei 0% (Tab.12, Abb.22). Aber da nur 2 Tiere zur Untersuchung gelangten, kann dies lediglich als Zufallsergebnis gewertet werden. Immerhin ist es interessant, daß die Volumina, für sich allein betrachtet, 8,2% vom Mittelwert auseinander lagen (Tab.1, Abb.5), während sie in Verbindung mit einer korrelierten



bb.22. Die "funktionelle Variabilität" der pars longa des M.deltoideus propatagialis. D.h. die Schwankungen um den Mittelwert des Muskelvolumens in Verbindung mit Kraft-und Lastarm. Um den Einfluß dieser Hebelarme zu zeigen, wurden Maßstab und Artenfolge der Abb.5 beibehalten. Zeichenerklärung in Abb.5.

zweiten Größe (= Propatagialfläche) ein und denselben Wert ergeben. Auch bei der Rabenkrähe ist der Unterschied auffallend groß: die Variabilität sinkt von 14,5 auf 8,9%. Ähnliches, wenn auch in abgeschwächtem Maße, gilt von der Elster und dem Eichelhäher, wo die Variabilitätskoeffizienten von 6,5 bzw. 12,5 auf 3,1 bzw. 9,9% fallen. Am niedrigsten liegt die Differenz bei der Alpendohle, doch ist eine Abnahme von 14,8 auf 13,3% noch deutlich zu erkennen. Lediglich bei der Saatkrähe hat die Variabilität von 15,1 auf 16,8% zugenommen. Der Grund hierfür ist unbekannt.

c) Eine weitere Stütze für die vermutbaren kausalen Zusammenhänge zwischen Pars-longa-Ausbildung und Anstromungsdruck ergibt sich aus der Diskussion der pars brevis des M.deltoideus propatagialis.

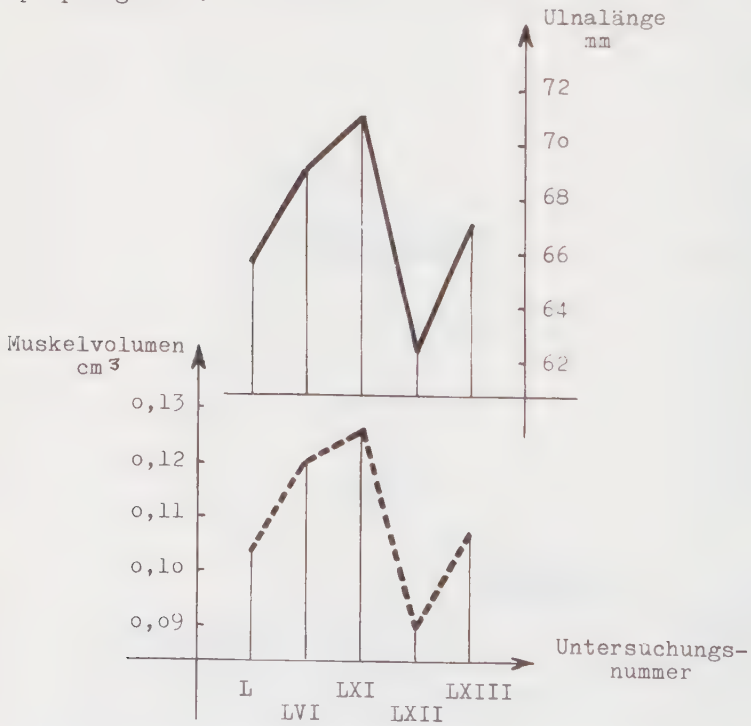


Abb.23. Zusammenhang zwischen intraspezifischer Variabilität des Volumens des M.deltoideus propatagialis pars longa(unterbrochene Kurve)und Ulnalänge(ausgezogene Kurve)als Kraftarm bei Pica pica.Bezogen auf 5oog-Körpergewicht.

d) Auch ließe sich die schon erwähnte elastische Dehnbarkeit der Pars-longa-Sehne mit einer solchen Anschauung vereinen.

e) Ganz kurz sei noch auf die in Abb.21 aufgestellte Beziehung zwischen Kraft und Ulnalänge eingegangen. Sie ließ die Tendenz erkennen, daß mit Zunahme der Ulnalänge auch die Kräfte anwachsen. Geht man dieser Beziehung weiter nach, so stellt sich sogar heraus, daß ein solche Korrelation nicht nur interspezifisch, sondern auch intraspezifisch auftritt (Abb.23). Diese Zusammenhänge lassen sich nun auf Grund der gewonnenen Vorstellung erklären. Da die Ulna, mit deren Länge die zugehörigen Kräfte anzuwachsen scheinen, eine Seite des dreieckig gestalteten Propatagium darstellt, sich die Fläche dieser Flughaut aber mit Zunahme der Unterarmlänge vergrößert, so kann man ebenso gut von einer Korrelation zwischen Propatagialfläche und Ausbildungsgrad der pars longa sprechen. Und eben diese Beziehung liegt der jetzt hier vertretenen Auffassung über die flugbiologische Bedeutung dieses Muskels zugrunde.

b)Pars brevis

Die Funktion dieses Muskels besteht im Zug der Ulna zum Körper in, er verkleinert also die Fläche des Armflügels. Die gleiche ufgabe fällt dem M.biceps brachii zu. Daher lag es nahe, beide uskeln für die Erörterung ihrer flugbiologischen Bedeutung zu ei- er funktionellen Einheit zusammenzufassen. Es meldeten sich je- och bald Bedenken. So z.B.die Frage, warum der Vogelorganismus ür den scheinbar gleichen Zweck z w e i v e r s c h i e d e n e uskeln einsetzt, die v ö l l i g g l e i c h s i n n i g wirken, lso für eine Funktion, die doch e i n - entsprechend stärker ent- ickelter - Muskel ebenso ausführen könnte. Ihre Beantwortung er- chien mir wichtig genug, um eingehendere intraspezifische Varia- ilitätsuntersuchungen durchzuführen. Aus ihnen scheinen sich An- altspunkte für die Lösung des Widerspruchs zu ergeben.

Als Ausgangsbasis für diese Untersuchungen wurde die schon er- ähnte Annahme zugrunde gelegt, daß bei r i c h t i g e r Zuord- ung mehrerer zusammengehöriger Faktoren die Variabilität gegenüber

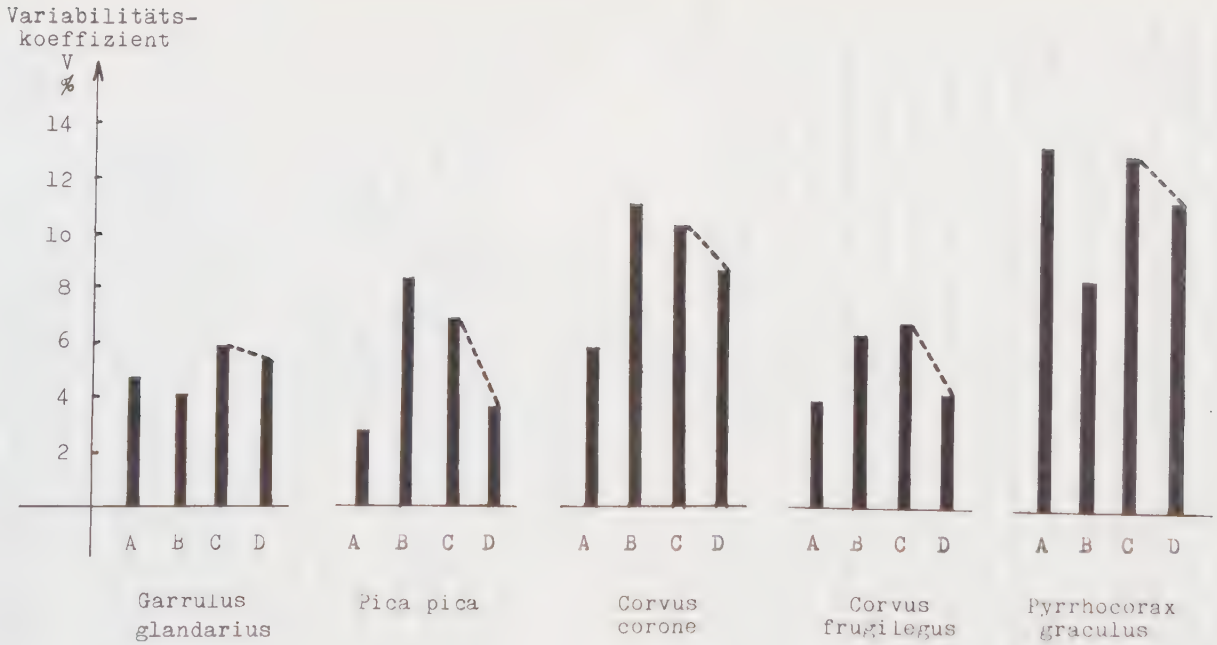


Abb.24. M.deltoideus propatagialis pars brevis. Variabilitätskoeffizienten (V) des Muskelvolumens und einiger mit dem Volumen korrelierter Größen. A= Muskelvolumen, B= Muskelvolumen × Kraftarm (="Muskeleffekt"), C= Muskeleffekt/Armflugelfläche, D= Muskeleffekt/Propatagiumfläche. Bei allen Arten ist eine Abnahme der Variabilität festzustellen, wenn der Muskeleffekt statt mit der Armflügelfläche mit der Propatagialfläche in Beziehung gesetzt wird (D<C, verdeutlicht durch gestrichelte Linie).

ner der Einzelgrößen abzunehmen hat. Es kam also zunächst darauf n, die einzelnen Faktoren ausfindig zu machen. Zu ihnen mußte in ster Linie der Kraftarm gehören. Er ergibt sich aus dem Abstand er Insertionsstelle des Muskels von der Ellbogengelenkspfanne. rch Multiplikation dieses Wertes mit dem Volumen wurde eine als uskeleffekt" bezeichnete Größe erhalten. Mit Ausnahme des Eichelhers und der Alpendohle liegen die Variabilitätskoeffizienten s Muskeleffektes bei allen übrigen Corviden höher als die der uskelvolumina (Abb.24, B). Die Variabilität hat also zugenommen, zw.in manchen Fällen nicht unbeträchtlich (Abb.24: Pica, Corvus rone).[5]

Dieses zunächst etwas überraschende Ergebnis führte zur Annahme nes zweiten Faktors. Er mußte in funktioneller Beziehung zum Muskel stehen und in der Lage sein, die individuell vergrößerte Variationsbreite einzuschränken. Durch folgende Überlegung schien er in er Größe der Armflügelfläche gefunden worden zu sein: Bei Vergegenwärtigung der Funktion des Muskels, die ja in der Verkleinerung er Armflügelfläche liegt, kam mir der Gedanke an eine mögliche orrelation zwischen dieser Fläche und dem Muskeleffekt. Denn stellt an sich einen individuell vergrößerten Armflügel vor, so muß - enn der Flugtypus gewahrt bleiben soll und sonst gleiche Außenbeingungen herrschen (Art und Gliederung des Flugraumes etc.) - die ffektive Leistungsfähigkeit des Muskels in demselben Grade zunehen wie die angewachsene Armflügelfläche von der Norm abweicht. as besagt, daß großen Armflügelflächen auch große Muskeleffekte uzukommen haben und umgekehrt. Somit wären die Größen der Muskelffekte zu einem Teil abhängig von den Flächengrößen der Armflügel. Dividiert man daher die Muskeleffekte durch die Armflügelflähen, so müßte die Variabilität abnehmen, wenn tatsächlich eine solhe Beziehung besteht. Die Variabilitätsabnahme wäre also ein Hinweis auf das Bestehen einer solchen Korrelation. Abb.24, C zeigt, aß zwar bei der Elster und Rabenkrähe die Variabilität sinkt, jeoch bei der Mehrzahl der untersuchten Arten in unterschiedlichem aße ansteigt. Daraus ist der Schluß zu ziehen, daß auf Grund der

---

ür die Dohle waren die entsprechenden Variabilitätskoeffizienten icht zu ermitteln, da von 2 Exemplaren eines ausfiel: bei ihm war eidseitig der M.extensor metacarpi radialis abgetrennt worden, odaß eine Kraftarmmessung nicht mehr vorgenommen werden konnte.

	V_1 Muskeleffekt / Armflügelfläche	V_2 Muskeleffekt / Propatagiumfläche	Differenz d. Variabilitätskoeffizienten $V_1 - V_2$.	Abnahme(-)d. Variabilität V_2 gegenüber V_1. Ausgedrückt in % v. V_1.
Garrulus glandarius	5,83	5,33	0,50	- 8,55
Pyrrhocorax graculus	12,70	11,20	1,50	-11,80
Corvus corone	10,20	8,50	1,70	-16,65
Corvus frugilegus	6,70	4,06	2,64	-39,40
Pica pica	6,86	3,77	3,09	-45,00

Tab.13. M. deltoideus propatagialis pars brevis. Intraspezifische Variabilitätsabnahme der Korrelation zwischen Muskeleffekt(Volumen×Kraftarm)und Propatagiumfläche(V_2)gegenüber der Korrelation zwischen Muskeleffekt und Armflügelfläche(V_1). V= Variabilitätskoeffizient.

	V_1 Muskeleffekt / Armflügelfläche	V_2 Muskeleffekt / Propatagiumfläche	Differenz d. Variabilitätskoeffizienten $V_1 - V_2$.	Abnahme(-)bzw. Zunahme(+)d. Variabilität V_2 gegenüber V_1. Ausgedrückt in % v. V_1.
Pyrrhocorax graculus	5,49	4,86	-0,63	- 11,5
Corvus corone	5,69	5,90	+0,21	+ 3,7
Garrulus glandarius	6,32	9,72	+3,40	+ 53,7
Pica pica	2,69	4,15	+1,46	+ 54,3
Corvus frugilegus	0,59	3,86	+3,27	+ 553,0
Coloeus monedula	0,64	8,41	+7,77	+1212,0

Tab.14. M. biceps brachii. Intraspezifische Variabilitätszu- bzw.-abnahme der Korrelation zwischen Muskeleffekt(Volumen×Kraftarm)und Propatagiumfläche(V_2)gegenüber der Korrelation zwischen Muskeleffekt und Armflügelfläche(V_1). V= Variabilitätskoeffizient.

vorliegenden Untersuchungen eine enge Bindung zwischen der pars brevis und Armflügelfläche unwahrscheinlich ist.

Angesichts der anatomischen Lage und der sich daraus ergebenden Funktion dieses Muskels ist noch eine andere Korrelationsmöglichkeit denkbar. Sie könnte in einer engeren Beziehung der pars brevis zur Propatagiumfläche gesehen werden. Führt man daher ähnliche Untersuchungen durch, wie sie für Muskeleffekt und Armflügelfläche geschildert worden sind, nur daß nun anstelle des Armflügels das Propatagium tritt, so fällt auf, daß die Variabilität bei a l l e n untersuchten Corviden gegenüber der vorher betrachteten Variationsbreite abnimmt (Abb.24, D), u.zw.bei einigen Arten in nicht unbedeutendem Maße, wie Tab.13 zeigt. Auf Grund dieses Ergebnisses ließe sich eine engere Bindung der pars brevis an die Propatagiumfläche als an die des Armflügels vermuten. Diese Ansicht erhält eine nicht unwesentliche Stütze, wenn man die Gegenprobe mit dem M. biceps brachii macht. Hier zeigt sich (mit Ausnahme der Alpendohle) bei allen übrigen Arten das g e n a u e G e g e n t e i l z u r p a r s b r e v i s : eine viel stärkere Bindung dieses Muskels an die A r m f l ü g e l f l ä c h e als an die des Propatagium (Abb.25, Tab.14).

Wenn nun auf Grund dieser Untersuchungen eine Vorstellung entwikkelt wird über eine mögliche flugbiologische Bedeutung der pars brevis des M.deltoideus propatagialis, so kann sie verständlicherweise nur theoretischer Natur sein, wenn auch versucht wird, sie auf einer möglichst realen Basis aufzubauen. Sie soll einen Hinweis für künftige experimentelle Forschungen geben und sei deswegen hier nicht vorenthalten. Bei jeder Flugart wird das proximale Flügelprofil während einer Schlagperiode mehr oder weniger von vorn-unten angeströmt (v.HOLST, 1943). Daraus ergibt sich eine - vom Anstellwinkel abhängige - ventrale Belastung des Propatagium. Dieser Anströmungsdruck dürfte das Bestreben haben, die Flughaut nach dorsal "durchzubeulen", was sich in einem körperwärts gerichteten Zug der Ulna bemerkbar machen muß. Zur aerodynamischen Nutzung der Anströmungen ist eine widerstandsfähige Fläche Voraussetzung. Deswegen wird diesem Zug eine Kraft entgegen treten müssen, die durch Vergrößerung des Ellbogenwinkels eine erneute Straffung der Fläche herbeiführen kann. Sie könnte vom M.triceps brachii ausgehen, dem Antagonisten der pars brevis.

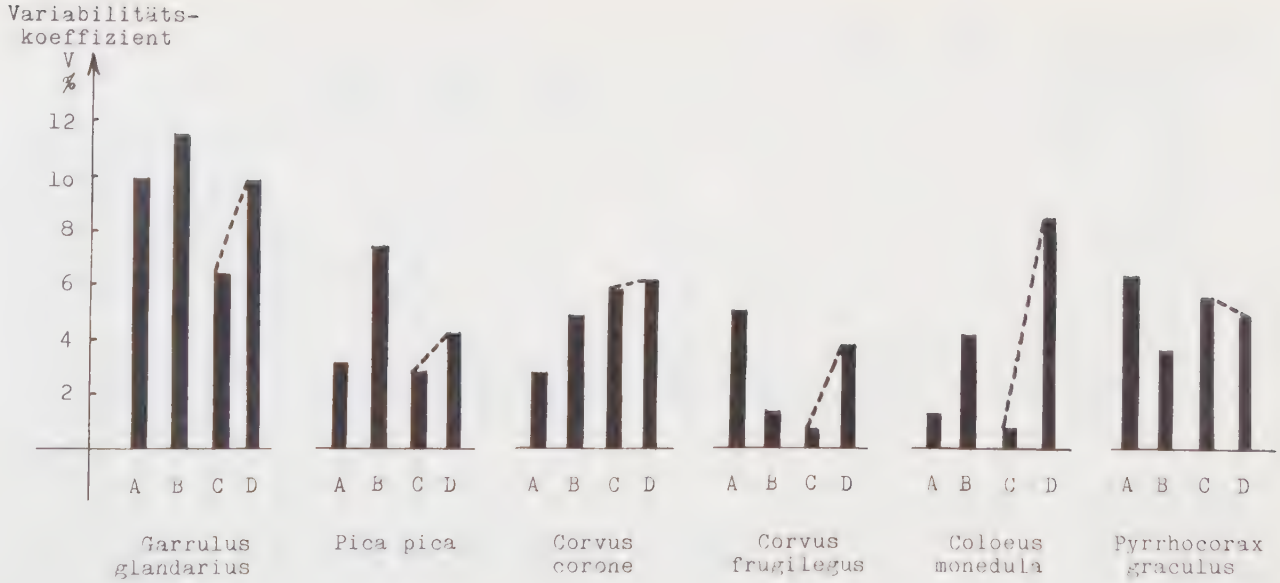


Abb.25. M.biceps brachii. Variabilitätskoeffizienten(V)des Muskelvolumens und einiger mit dem Volumen korrelierter Größen. A= Muskelvolumen, B= Muskelvolumen × Kraftarm(="Muskeleffekt"), C= Muskeleffekt/Armflugelfläche, D= Muskeleffekt/Propatagiumfläche. Im Gegensatz zur pars brevis des M.deltoideus propatagialis(Abb.24)ist bei allen Arten(mit Ausnahme der Alpendohle)nicht eine Ab-, sondern eine Zunahme der Variabilität festzustellen, wenn der Muskeleffekt statt mit der Armflugelfläche mit der des Propatagium in Beziehung gesetzt wird(D > C, verdeutlicht durch gestrichelte Linie).

Zum besseren Verständnis gehe man vom anströmungslosen Flügel aus. Damit ein bestimmter Spannungsgrad für das Propatagium erreicht wird, ist das Zusammenwirken der beiden genannten Antagonisten notwendig, sie stehen also in einem bestimmten Kräfteverhältnis zueinander. Mit zunehmendem Anströmungsdruck, wie er mit steigender Fluggeschwindigkeit in Verbindung mit Anstellwinkel und Ausdehnung der Propatagialfläche auftritt, wird die pars brevis immer stärker entlastet, und in dem Maße, wie der Streckenflug gegenüber der Startphase überwiegt, wird sich die geringere Beanspruchung des Muskels in seiner Entwicklung bemerkbar machen.

Stimmt diese Überlegung, so muß sie sich auf folgende Weise überprüfen lassen: In der Diskussion über die pars longa des M. deltoideus propatagialis wurde mit einiger Wahrscheinlichkeit dargelegt, daß die Ausbildung dieses Teilmuskels abhängig ist: 1)vom Anstellwinkel, 2)von der Größe der Propatagialfläche und 3)von der Anströmgeschwindigkeit. U.zw.in dem Sinne, daß mit Zunahme der einzelnen Faktoren auch die Entwicklung der pars longa anwächst. Auch die Ausbildung der pars brevis hängt von diesen 3 Faktoren ab, jedoch im Gegensatz zur pars longa im entgegen gesetzten Sinne: mit Zunahme der jeweiligen Faktoren n i m m t i h r e E n t w i c k l u n g a b . Dividiert man daher die Volumina der pars brevis durch die der pars longa, so müssen sich bei den Streckenfliegern mit hohen Fluggeschwindigkeiten (pars brevis schwach, pars longa kräftig entwickelt) niedrige Werte ergeben, und die Aufrüttler mit geringeren Anströmgeschwindigkeiten haben höhere Werte aufzuweisen. Nach Tab.15 scheint dies (mit Ausnahme des Mäusebussards) auch tatsächlich der Fall zu sein. In diesem Zusammenhang sei besonders darauf hingewiesen, daß bei den vorgelegten Quotienten der physiologische interspezifische Unsicherheitsfaktor ausgeschaltet ist. Das gleiche gilt vom nicht genau bekannten Anstellwinkel der Arten. Beide Fehlerquellen heben sich durch die Division auf.-Warum Buteo buteo sich nicht in die Reihe einzupassen scheint, ist möglicherweise dem Umstand zuzuschreiben, daß die beiden Partes des M.deltoideus propatagialis nicht vom Ursprung an getrennt sind. Sie bilden vielmehr im proximalen Teil eine breite einheitliche Fläche, die sich erst weiter distal in die eigentlichen Zweige der pars longa und pars brevis gabelt (Abb.26). Infolgedessen ist eine w i r k l i c h einwandfreie Trennung und Messung der Teilmuskeln

Zunahme der Fluggeschwindigkeit		Volumen der pars brevis / Volumen der pars longa des M.deltoideus propatagialis. Mittelwerte
↑	Apus apus	0,15
	Buteo buteo	1,76
	Falco subbuteo	1,95
	.Corvus corax	3,00
	Accipiter gentilis	3,12
	.Corvus frugilegus	3,96
	.Coloeus monedula	4,25
	.Corvus corone	5,51
	.Pyrrhocorax graculus	6,30
	.Pica pica	6,45
	Turdus merula	6,72
	.Garrulus glandarius	6,83

Tab.15. Verhältnis des Volumens der pars brevis zur pars longa des M.deltoideus propatagialis. Mittelwerte. Corvidae mit vorgesetztem Punkt. Mit Ausnahme von Buteo buteo ist eine auffällige Abnahme der Werte mit Anstieg der Fluggeschwindigkeit zu bemerken, deren Ursache vermutlich darin zu sehen ist, daß mit wachsender Fluggeschwindigkeit die Entwicklung der pars longa in demselben Maße zunimmt, wie die der pars brevis nachläßt.

nicht möglich. Eine ähnliche Bildung weist von allen nebenbei untersuchten Arten nur noch Columba domestica auf, die aus diesem Grunde nicht in die Betrachtung einbezogen worden ist.

Zum Schluß seien noch einige methodische Angaben gemacht. Die Propatagiumfläche wurde auf die in der Diskussion der pars longa näher beschriebene Weise erfaßt. Zur Berechnung der Armflügelfläche ist ebenfalls angenommen worden, daß Humerus und Ulna aufeinander senkrecht stehen mögen. Daraus läßt sich die Hypothenusen-Länge des dreieckigen Propatagium leicht berechnen, die mit der Distalerstreckung des Armflügels gleichzusetzen ist. Durch Multiplikation dieser Größe mit jener der maximalen Flügeltiefe erhält man Vergleichswerte für die individuell variablen Armflügelflächen Im übrigen sei auf Fußnote 1 verwiesen.

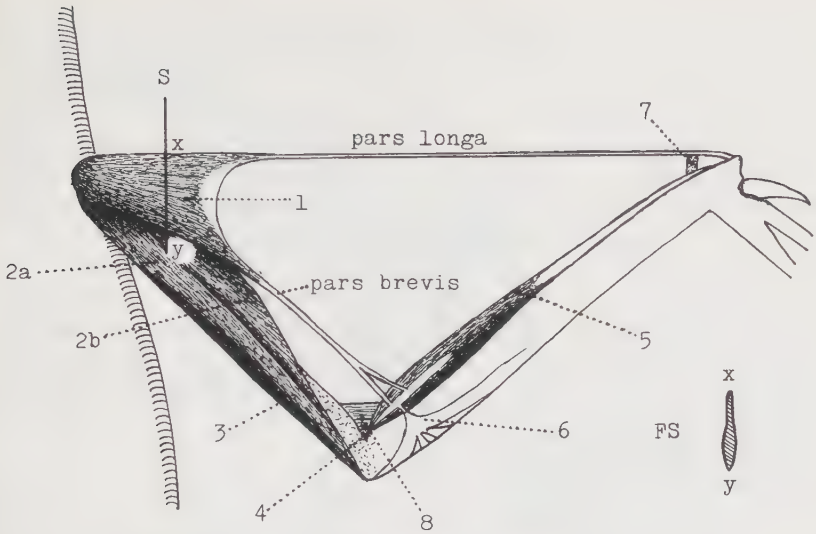


Abb.26. Buteo buteo. Rechter Arm. Dorsalansicht. Ausbildung des M. deltoideus propatagialis (1) zum Vergleich mit Abb.3: die beiden Partes verlaufen nicht vom Ursprung an getrennt, sondern bilden proximal eine einheitliche muskulöse Fläche, die sich erst weiter distal in die pars longa und pars brevis gabelt. Die Querschnittsfläche FS in der Ebene S läßt erkennen, daß der hintere (=kaudale) vorwiegend der pars brevis zukommende Flächenanteil stärker entwickelt ist als der vordere Abschnitt, der die Zugfasern für die pars longa liefert. 2= M. deltoideus major: a) pars longa, b) pars brevis. 3= M. anconaeus scapularis. 4= Ektepicondylus. 5= M. extensor metacarpi radialis. 6= Abzweigung der Aponeurose, die alle Unterarmmuskeln mit Ausnahme von (5) bedeckt. Die Ansatzstelle der sehnigen Aberration gegenüber dem Angriffspunkt der pars brevis an der schmalen Sehnenplatte des M. extensor metacarpi radialis läßt vermuten, daß es sich um einen Gegenzug zur wirkenden Kraft der pars brevis handelt, um eine Lageveränderung von (5) zu vermeiden. 7= Sesambein. 8= M. brachialis inferior.

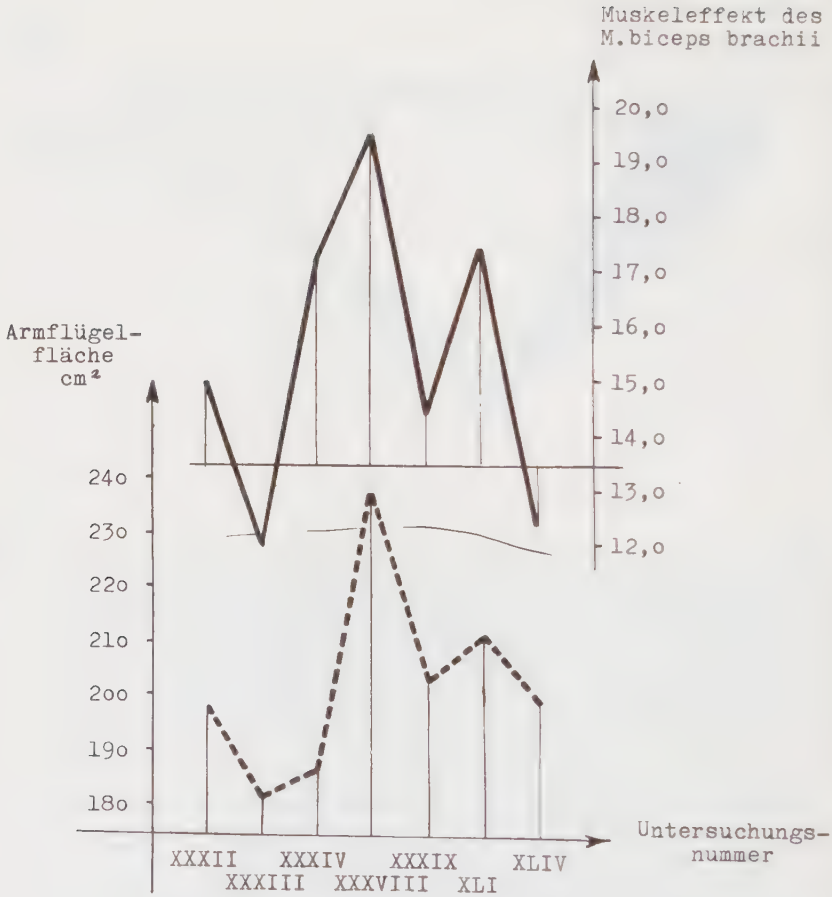


Abb.27. Zusammenhang zwischen individuellen Effektschwankungen des M.biceps brachii(ausgezogene Kurve)und individuell variabler Armflügelfläche(unterbrochene Kurve)bei Garrulus glandarius.Hinweis auf die funktionelle Zusammengehörigkeit beider Größen,einer großen Armflügelfläche kommt ein großer Muskeleffekt zu und umgekehrt.

2) M.biceps brachii

Auf die engen intraspezifischen Beziehungen des M.biceps brachii zu den Armflügelflächen wurde bereits hingewiesen. Wie eng sie sich gestalten können, mag Abb.27 zeigen. Zahlenmäßig kommt dies im Absinken des Variabilitätskoeffizienten V_1 der Korrelation

$$\frac{\text{Muskeleffekt (= Volumen} \cdot \text{Kraftarm)}}{\text{Armflügelfläche}}$$

gegenüber V_2 der Muskelvolumina zum Ausdruck (Abb.25, C<A). Mit Ausnahme der Rabenkrähe ist bei allen untersuchten Corviden eine Variabilitäts a b n a h m e festzustellen, über deren Ausmaß folgende Zusammenstellung einen Überblick vermittelt:

	Abnahme (-) bzw. Zunahme (+) der Variabilität V_1 gegenüber V_2. Ausgedrückt in der Differenz d.Variabilitätskoeffizienten $V_2 - V_1$.
Corvus corone	+ 3,04
Pica pica	- 0,41
Coloeus monedula	- 0,63
Pyrrhocorax graculus	- 0,73
Garrulus glandarius	- 3,53
Corvus frugilegus	- 4,44

Daraus ist für die flugbiologische Betrachtung zu folgern, daß nicht die Muskeleffekte unter sich verglichen werden dürfen, sondern ihre Erörterung nur in Zusammenhang mit den Armflügelflächen erfolgen darf. Am besten erreicht man dies mittels Division der Effektwerte durch die Armflügelflächen (Tab.16). Da sich die hieraus ergebenden Größen auf die Flächeneinheit der Armflügel beziehen, so sind sie zu Vergleichszwecken bzgl. der Muskelbeanspruchung geeignet. Dabei muß allerdings interspezifische physiologische Gleichwertigkeit der Flugmuskulatur vorausgesetzt werden. Der Überprüfung auf ihre Signifikanz halten jedoch nicht alle Werte der Corvidae stand, sodaß einige Arten zusammengefaßt werden müssen (Tab.16).

Die größte Armflügelfläche weist unter den Corviden die Alpendohle auf (Tab.17). Ihr Zugmuskel wird aber nicht entsprechend stark, sondern im Gegenteil von allen Krähenvögeln am geringsten beansprucht (Tab.16). Der gleiche Tatbestand läßt sich beim Bussard feststellen. Da beide Arten gemeinsam haben, daß sie zum Un-

	Muskeleffekt / Armflügelfläche	n	Signifikanz
Apus apus	o,8o	1	
Turdus merula	4,25	1	
.Pyrrhocorax graculus	4,74	6	
Buteo buteo	5,6o	1	+
Pharomachrus mocinno	6,15	1	
.Coloeus monedula	6,24	2	
.Pica pica	6,88	4	+
.Corvus frugilegus	7,o9	3	-
Columba domestica	7,37	1	
.Garrulus glandarius	7,58	7	-
.Corvus corone	7,82	8	-
Falco subbuteo	8,oo	1	
Accipiter gentilis	13,15	1	
.Corvus corax	13,55	1	

Tab.16. M.biceps brachii. Unterschiede im Verhältnis des Muskeleffektes (Volumen × Kraftarm) zur Fläche des Armflugels. Mittelwerte und Zahl der untersuchten Exemplare. Artenfolge nach Große des Verhältniswertes. Gruppen sich nicht signifikant unterscheidender Corviden sind durch Kästchen zusammengefaßt.

	Armflügelfläche cm^2	n	Signifikanz
Apus apus	73,8	1	
Falco subbuteo	172,o	1	
Turdus merula	176,5	1	
.Pica pica	184,o	4	
.Corvus corax	197,o	1	+
.Corvus frugilegus	197,o	3	-
.Coloeus monedula	198,o	2	-
.Garrulus glandarius	2o1,5	7	-
Accipiter gentilis	2o8,o	1	+
.Corvus corone	2o9,o	8	
Pharomachrus mocinno	223,o	1	+
.Pyrrhocorax graculus	226,9	6	
Buteo buteo	275,o	1	

Tab.17. Flächengröße des Armflügels, bezogen auf 5oog-Körpergewicht. Mittelwerte und Zahl der untersuchten Exemplare. Artenfolge nach Größe der Fläche. Gruppen sich nicht signifikant unterscheidender Corviden sind durch Kästchen zusammengefaßt.

erschied von den übrigen untersuchten Vögeln viel oder fast ausschließlich segeln (Pyrrhocorax), so darf man vielleicht daraus schließen, daß beim Segeln im allgemeinen eine starke Verkleinerung der Flugfläche unerwünscht ist. Denn für eine Flugweise, bei der es auf die Ausnutzung selbst schwächster Aufströme ankommt, ist es erstrebenswert, eine möglichst große Flugfläche auszubilden. Infolgedessen dürften flächenverkleinernde Kräfte hier weniger stark beansprucht werden.[6)]

Im Gegensatz dazu wird der M.biceps brachii bei den Streckenfliegern stärker in Anspruch genommen (Tab.16). Da diese Vögel nach immer größeren Fluggeschwindigkeiten streben, so wäre es denkbar, daß es sich hier um Übergangsstadien zu dem Idealzustand handelt, in dem der Abstand Flügelbasis - Flügelspitze beim Abschlag möglichst groß und beim Aufschlag möglichst klein zu machen ist (v.HOLST, 1943, S.424). Daraus könnte sich die funktionelle Bedeutung des Zugmuskels für den mit steigendem Fortschrittsgrad ausgezeichneten Streckenflug ergeben. Um zu prüfen, ob diese Ansicht zu recht besteht, sei auf die einzelnen Arten näher eingegangen. Dabei muß jedoch betont werden, daß eine solche Betrachtungsweise nur unter Vorbehalt angestellt werden kann, solange die Physiologie der behandelten Flugmuskulatur noch nicht geklärt ist.

1) Die größte Fluggeschwindigkeit unter den vorliegenden Corviden erreicht der Kolkrabe. Er weist die zweitgrößte Gesamtflügellänge innerhalb dieser Gruppe auf, wobei die Form des Flügels durch besondere Schmalheit ausgezeichnet ist (Tab.18). Die Armflügelfläche ist als mittelgroß zu bezeichnen und muß wahrscheinlich mit der der Saatkrähe und Dohle zusammengefaßt werden (Tab.17). Doch wird der Zugmuskel im Gegensatz zu den genannten Arten ungewöhnlich stark vom Raben beansprucht (Tab.16). Damit scheinen diese Verhältnisse für die obige Deutung des M. biceps brachii zu sprechen.

2) Der Horizontalflug der Saatkrähe ist nicht durch die hohe Geschwindigkeit ausgezeichnet, wie sie der Kolkrabe zeigt. Dementsprechend liegt bei Corvus frugilegus die Gesamtflügellänge

---

Daß bei aufkommenden Stürmen und Böen die segelnden Vögel ihre Flugflächen stark an den Körper heranziehen und dadurch verkleinern, kann kein Gegenargument bilden, weil es die Ausnahme von der Regel ist.

	n	Armflügellänge b.rechtwinkeliger Humerus-Ulna-Stellung. (mm)	Armschwingenlänge.=Fl.tiefe-h d.abgebildeten Dreiecks.(a=Ulna,b=Hum.,c=Propat.-Sehne). $a^2=pc$; $p=\frac{a^2}{c}$; $p+q=c$; $q=c-p=c-\frac{a^2}{c}$; $h^2=pq=\frac{a^2}{c}(c-\frac{a^2}{c})$. (mm)	Länge v.Metacarpus II.=Abstand prox.Rand d.Handgelenksgleitfläche→Gelenkshöcker f.Phal.I dig.II (mm).	Max.Länge der Phal.I dig.II. (mm)	Max.Länge der Phal.II dig.II. (mm)	Handschwingenlänge.=Handflügellänge-(Metacarpus + Phal.I + Phal.II dig.II). (mm)	Handflügellänge. (mm)	Max.Flügeltiefe. (mm)	Gesamtflügellänge.=Armflugellänge+Handflügellänge. (mm)
Columba domestica	1	85,9	105,7	39,2	18,2	22,5	169	249	148,0	335
Turdus merula	1	90,9	149,7	37,6	18,0	9,6	180	245	194,6	336
.Pica pica	5	90,0	161,3	36,3	17,5	9,8	198	261	206,0	351
.Garrulus glandarius	12	93,4	168,2	35,5	16,4	9,7	204	263	217,0	356
Accipiter gentilis	1	116,0	121,7	47,1	16,5	11,8	201	276	180,0	392
.Coloeus monedula	2	100,4	147,7	45,3	23,0	14,4	229	311	197,0	411
.Corvus corone	12	102,4	153,0	44,7	21,9	13,5	240	321	203,7	425
Pharomachrus mocinno	1	106,3	157,0	40,5	17,6	12,0	253	324	210,0	430
.Corvus frugilegus	4	105,8	137,6	46,4	22,9	14,7	243	324	189,7	430
.Corvus corax	1	108,7	129,8	45,1	25,7	15,0	245	331	180,9	440
.Pyrrhocorax graculus	4	95,6	176,7	43,9	22,7	13,9	271	355	226,0	451
Falco subbuteo	1	110,0	102,1	48,6	20,9	20,5	256	346	157,0	456
Buteo buteo	1	132,0	144,3	49,0	19,2	14,5	252	335	209,0	467
Ciconia ciconia	1	176,0	96,7	63,7	24,7	17,4	205	311	185,0	487
Apus apus	1	55,1	107,3	53,5	26,7	32,9	335	448	133,5	503

Tab.18. Flügelmaße, bezogen auf 500g-Korpergewicht. Mittelwerte. Die schwarzen Umrandungen beziehen sich auf Zusammenfassung von Artengruppen der Corvidae, innerhalb deren die Unterschiede nicht signifikant sind. Artenfolge nach Größe der Gesamtflügellänge.

etwas niedriger als bei Corvus corax (Tab.18). Dazu kommt, daß die Flügeltiefe zugenommen hat (Tab.18). Wie erwähnt, unterscheiden sich die Armflügelflächen beider Vögel nicht voneinander (Tab.17), wohl aber die Ausbildungsstärken des M.biceps brachii, der bei der Saatkrähe lange nicht so stark entwickelt ist wie beim Kolkraben (Tab.16). Auch diese Zusammenhänge könnten die Vorstellung über die flugbiologische Bedeutung des flächenverkleinernden Zugmuskels stützen.
Bei der Rabenkrähe nimmt die Geschwindigkeit im Streckenflug weiter ab (MEINERTZHAGEN, 1955; STEGMANN, 1955). Gegenüber der Saatkrähe ist die Gesamtflügellänge die gleiche geblieben (Tab. 18). Ein Unterschied zwischen beiden Flügelformen besteht lediglich in der größeren Flügeltiefe der Rabenkrähe (Tab.18). Dies ist auch der Grund, weswegen corone über eine größere Armflügelfläche verfügt als frugilegus (Tab.17). Doch in dem Maße wie die Armflügelflächen voneinander abweichen, unterscheiden sich die Ausbildungsquoten des M.biceps brachii. Auf diese Weise bleibt der auf eine Flächeneinheit bezogene Zugeffekt gleich groß (Tab.16). Unter der Annahme gleich hoher Flügelschlagfrequenz, wie sie auch die Feldbeobachtung nahe legt, ist es nicht ausgeschlossen, daß der langsamere Flug der Rabenkrähe möglicherweise auf der größeren Flügeltiefe beruht. Somit ließen sich auch diese Fakten durchaus mit der obigen Ansicht vereinigen.
Die Fluggeschwindigkeit der Dohle kann sich mit der der Saatkrähe messen. Es zeigen sich aber etwas andere Flügelproportionen. Einmal wird die Gesamtflügellänge der Saatkrähe nicht erreicht (Tab.18). Zum anderen hat die Flügeltiefe zugenommen, wobei sie ungefähr eine Mittelstellung zwischen den Tiefen von Corvus corone und frugilegus einnimmt (Tab.18). Übereinstimmung besteht in den Flächengrößen der Armflügel zwischen beiden Vergleichsarten (Tab.17). Trotzdem wird der Zugmuskel nicht in dem Maße beansprucht wie bei der Saat- und Rabenkrähe (Tab.16). Somit tritt hier der gleiche Tatbestand auf wie zwischen Kolkrabe und Saatkrähe. Auch diese Arten unterschieden sich nicht in den rel. Armflügelflächen, wohl aber in der Zugbeanspruchung des M.biceps brachii, u.zw.in dem Sinne, daß der nicht so lange Flügel einen nicht so stark entwickelten Muskel aufwies. Da ähnliches zwischen Dohle und Saatkrähe festzustellen ist, so kann hierin nur eine

Bestätigung des flugbiologischen Deutungsversuches gesehen werden.

5) Der reißend jagende Baumfalk besitzt den rel.längsten Flugel der hier zu behandelnden Streckenflieger (Tab.13). Ein weiteres Charakteristikum seines Flügelbaues ist die sehr schmale Gestalt. Deswegen fällt die Flachengröße des Armflugels auch nur recht gering aus (Tab.17). Trotzdem wird dieser ohnehin schon kleine Flügelteil noch in demselben Maße verkürzt, wie die rel. viel größere Armflügelfläche der Rabenkrähe (Tab.16). Damit scheint auch diese Art die Richtigkeit der Vorstellung über die Funktion des M.biceps brachii für den Streckenflug zu bestätigen.

Zum Schluß seien die Aufrüttler betrachtet. Auf den ersten Blick in Tab.16 hat es den Anschein, als ob sich für sie kein einheitlicher Gesichtspunkt ergäbe. Denn einmal treten Arten auf, bei denen der M.biceps brachii nur wenig beansprucht wird, so z.B.die Amsel mit einer rel.kleinen Armflugelfläche und der Quetzal mit einem entgegengesetzt großen Armflügel (Tab.16, 17). Zum anderen finden sich aber auch Vertreter dieser Fluggruppe, bei denen die Beanspruchung des Zugmuskels auf gleicher Ebene liegt wie bei einigen Streckenfliegern (z.B.Elster und Eichelhäher, Tab.16). Einen Fingerzeig für eine mögliche Lösung des Widerspruches scheint auch hier wieder v.HOLST mit einer Beobachtung zu geben, nach der der Eichelhäher beim Horizontalflug über weitere Strecken im Aufschlag die Flügel nahezu oder völlig anlegt (1943, S.424). Wenn auch berücksichtigt werden muß, daß der Eichelhäher nur selten großere Strekken überfliegt (STEGMANN, 1955), und deswegen die Entwicklung des Muskels nicht mit einem solchen Ausnahmefall in Verbindung gebracht werden kann, so läßt sich doch leicht die Beobachtung der e x t r e m e n Flügelzusammenfaltung beim Aufschlag während des Streckenfluges in verkleinertem Maßstabe auf den Normalfall übertragen, wenn es für den Vogel gilt, z.B.eine kürzere horizontale Strecke zwischen den Baumstämmen hindurch zu fliegen. Daraus ergibt sich, daß zumindest der Eichelhäher und wahrscheinlich auch die Elster ungeeignet sind, um Aufschluß über die Beziehung zwischen M.biceps brachii und dem Aufrüttelflug zu bekommen. Denn bei ihnen dürfte dieser Flugcharakter durch eine andere Flugweise (Streckenflug) überdeckt sein. Somit verbleiben nur noch zwei Vertreter dieser Gruppe, nämlich die Amsel und der Quetzal. Beide weisen eine rel.

geringe Beanspruchung des Muskels auf (Tab.16). Ob dies genügt, um den Schluß zu ziehen, daß beim Aufrütteln der Biceps nicht so stark in Anspruch genommen wird wie im Streckenflug, mag fraglich erscheinen. Es sei aber hervorgehoben, daß kein Grund für die Annahme vorliegt, der Flügel müsse im Aufschlag des Hochrüttelns verkleinert werden. Im Gegenteil: erst bei entfaltetem Flügel könnte die dorsale Anströmwirkung recht zur Geltung kommen. Es sei denn, daß es Eigenarten im Ellbogengelenk notwendig machen, eine verstärkte Adduktion der Ulna herbeizuführen, um einen wirkungsvolleren Supinationsgrad des Flügels zu erreichen. Dies ist jedoch nicht untersucht worden.

3) M. pectoralis thoracicus, M. supracoracoideus und M. deltoideus major pars brevis.

Da die Funktion dieser Muskeln bekannt ist, sind Variabilitätsuntersuchungen über ihre funktionelle Bedeutung nicht erforderlich. Ein solches Vorhaben wäre auch kaum durchführbar, weil die tatsächlich im Flug angeblasenen Flügelfläche - bestimmt durch Anstellwinkel, Verwindungsgrad und Längserstreckung der Fläche - nicht mit genügender Genauigkeit zu erfassen ist. Dies muß jedoch für eine einwandfreie Untersuchungsmethode über die "funktionelle Variabilität" vorausgesetzt werden.

Vielmehr soll hier das Verhältnis zwischen Niederschlags- und Aufschlagsmuskulatur im Hinblick auf die Flugarten behandelt werden. Eine solche Betrachtungsweise hat den Vorteil, daß der Unsicherheitsfaktor bzgl. der physiologischen Leistungsfähigkeit der Muskeln ausgeschaltet wird. Hierbei wurden nicht die Volumina unter sich, sondern ihre Produkte mit den zugehörigen Kraftarmen betrachtet (="Muskeleffekte"; s.auch Fußnote 4). Die Notwendigkeit der Einbeziehung dieser Hebel geht aus folgendem Beispiel hervor: Nach der Beschreibung nimmt der M.deltoideus major pars brevis bei den Corviden die gesamte Humeruslänge für seine Insertion in Anspruch. Ganz abgesehen von den verschiedenen Oberarmlängen innerhalb dieser Familie, müßte man zu völlig falschen Ergebnissen kommen, wenn die Volumina der Corvidae mit den Volumina solcher Arten vergli-

chen würden, bei denen die distale Insertionsstelle nur die Hälfte oder noch weniger der Humeruslänge erreicht (so beispielsweise bei Bussard, Habicht, Taube u.a. hier untersuchten Arten). Daraus ergibt sich die Bedeutung der Kraftarme, über deren Wahl und Messung zunächst einiges mitgeteilt sei.

Der Kraftarm des niederschlagenden M.pectoralis thoracicus ist gleich dem Abstand des distalen Insertionspunktes (Crista lateralis humeri) vom proximalen Schultergelenkskopf (caput articulare humeri). Als Angriffshebel des M.supracoracoideus wurde die halbe Längsachse des als Oval gestalteten Schultergelenkskopfes angesehen. Nicht ganz so einfach ist die Ermittlung des Hubeffektes des M.deltoideus major pars brevis (Abb.14). Wie erwähnt zerfällt dieser Teilmuskel in zwei Abschnitte, von denen der distal gelegene eine Aufschlagskomponente erzeugt (AD, Abb.14). Ihre Größe ist abhängig: 1)von der Muskelkraft und 2)von dem Winkel, den die Muskelfasern mit der Knochenlängsachse bilden. Da aber jede Fibrille einen anderen Winkel mit dem Knochen einschließt, ist es zweckmäßig, sich für eine bestimmte zu entscheiden. Sie muß durch ein Merkmal ausgezeichnet sein, das es gestattet, diese Muskelfaser bei allen Arten einwandfrei aufzufinden. Denn dann macht sich der bei einer isoliert betrachteten Art auftretende Fehler in Vergleichsreihen nicht mehr bemerkbar (s.auch Fußnote 1, S.12). Hierzu eignet sich die Außenfaser HA (Abb.14). Sie bildet mit der Humeruslängsachse den $\sphericalangle$ BAC $= \alpha$, der auf folgende Weise berechnet werden kann (Abb. 14, unten):

AJ sei die Längsachse des Oberarms, auf der A die distalste Insertionsstelle des Muskels bezeichnet. H bedeutet der höchste Muskelursprungspunkt, dessen Lage durch die spezifische Gestaltung des Humeruskopfes und die Höhe des Os humero scapulare bestimmt wird. Beide Strecken bestimmen α . $tg\alpha = HJ/AJ$. Somit ist α bekannt. Wenn $\alpha = 90°$, dann ist AC = 0, die gesamte Kraft AB wirkt in Richtung AD. AD wird 0, wenn $\alpha = 0°$. Diese Bedingungen erfüllen die Sinus. Demnach muß das Muskelvolumen des aufschlagenden Teils der pars brevis mit $\sin\alpha$ multipliziert werden, um die Große der Hubkomponente zu bekommen. Ihr Angriffspunkt ist durch die distalste Insertionsstelle des Muskels definitiv bestimmt (A, Abb.14). Damit ist auch der Kraftarm als Abstand dieses Punktes vom proximalen Humeruskopf bei allen Arten festgelegt.

	Niederschlagseffekt (cm^3)	Niederschlagseffekt / Aufschlagseffekt
Columba domestica	(81,9)	8,31
Apus apus	(68,5)	8,35
Turdus merula	(63,o)	14,45
Pharomachrus mocinno	(111,8)	17,4o
.Pica pica	(8o,1)	17,81
.Garrulus glandarius	(87,1)	19,75
.Corvus corax	(1o8,2)	21,15
.Coloeus monedula	(1o2,o)	21,72
.Corvus corone	(91,4)	21,72
.Pyrrhocorax graculus	(77,3)	22,49
.Corvus frugilegus	(91,o)	23,61
Accipiter gentilis	(113,7)	35,15
Falco subbuteo	(119,5)	38,5o
Buteo buteo	(98,9)	41,3o

ab.19. Verhältnis von Niederschlagseffekt zu Aufschlagseffekt. In Klammern der auf ein 5oog-Körpergewicht bezogene Niederschlagseffekt (Volumen × Kraftarm) des M. pectoralis thoracicus. Mittelwerte.

Anders muß die Wahl des Kraftarmes für den proximalen Teil der pars brevis ausfallen, der fast ausschließlich supinierenden Charakter trägt. Infolgedessen ist die Erhebung der Crista lateralis humeri über den Knochenschaft als sein Wirkungshebel anzusehen.

Betrachtet man nun das Verhältnis zwischen Niederschlags- und Aufschlagsmuskulatur, so läßt sich folgendes feststellen (Tab.19):

1) Die niedrigsten Werte weisen die Rüttler auf. Dazu gehört die Haustaube, von der die Fähigkeit, senkrecht aufzusteigen, bekannt ist (E.OEHMICHEN, 195o). Außerdem bedient sich dieser Vogel stets beim Landen des Rüttelns (H.OEHME, 1958). Auch der Flug der Amsel ist diesem Flugtyp zuzuschreiben. Dasselbe muß für den Quetzal gelten, wie aus der Beschreibung eines Kenners seines Fluges hervorgeht.[7] Von den Corviden vertreten diese

---

In einer persönlichen Mitteilung kennzeichnet R.Graf THUN den Flug des Quetzals wie folgt: "Sein Flug ist am besten mit spielerisch zu bezeichnen. Man hat immer das Gefühl eines sehr wenig anstrengenden, leichten Fluges. Wenn der Vogel einem bestimmten Ziele zustrebt, ist →

Flugart Elster und Eichelhäher. Nach eigenen Beobachtungen vermag die Elster steiler aufzurütteln als der Eichelhäher. Dies kommt auch in dem günstigeren Niederschlags-Aufschlags-Verhältnis von Pica gegenüber Garrulus zum Ausdruck. Eine Erklärung für die niedrigen Werte bei den Rüttlern ist darin zu suchen, daß sich infolge des a k t i v e n Flügelaufschlages die Aufschlagsmuskulatur mit Zunahme der Rüttelfähigkeit immer stärker der des Niederschlages nähert (K.LORENZ, 1933, v.HOLST, 1943).

Nach Tab.19 müßte auch der Mauersegler ein guter Rüttler sein. Zu einem ähnlichen Ergebnis gelangte H.OEHME (1959). Auf Grund seiner Untersuchungen konnte er zeigen, daß der Handflügel des Seglers im Aufschlag von der D o r s a l seite angeströmt wird. Dadurch entstehen Vor- und Abtriebskräfte. Durch eine entsprechende Hubkomponente der proximalen Flügelteile wird die Wirkung der abwärts gerichteten Kraft aufgehoben. Somit resultiert aus der Aufschlagsbewegung lediglich eine Schubwirkung nach vorn. Ein Flug, bei dem im Aufschlag Vortrieb erzeugt wird, ist aber nach LORENZ (1933) als Rüttelflug zu bezeichnen. Daher bezeichnete H.OEHME den Mauersegler treffend als "Horizontalrüttler". Zwischen "Aufrüttlern" und "Horizontalrüttlern" besteht nur in der Vortriebs r i c h t u n g ein Unterschied: bei den Aufrüttlern weist sie nach oben und wird dem Auftrieb nutzbar gemacht, bei den Horizontalrüttlern liegt sie in der Horizontalebene und und wirkt beschleunigend auf den Streckenflug. Das Niederschlag-Aufschlagsverhältnis scheint die Richtigkeit dieser Untersuchung zu bestätigen.

Interessant ist in dieser Hinsicht ein Vergleich der Flügelformen bei den Rüttlern (Tab.18). Mit Ausnahme des Quetzals weisen alle übrigen Aufrüttler sehr kurze Flügel auf. Darin kommt möglicherweise eine Entwicklungstendenz zum Ausdruck, wie sie v.HOLST (1943) als Endstadium vom Platzrütteln fordert: Ausbil-

---

er nicht gerade langsam. Oft sitzt er sehr lange bewegungslos, nur mit leichtem Kopfwenden, im Urwaldlaub verborgen. Dann geschieht es, daß er plötzlich sich aus dem Baum heraus, in die Luft wirft: oft um von irgendeinem Ast eine Frucht im Fluge (!) zu pflücken, oft um ganz sinnlos in die Höhe zu steigen und dann wieder im Bogen zum Ausgangspunkt oder einem nahen Platz zurückzukehren. Man könnte seinen Flug in solchen Fällen mit dem des Fliegenschnäppers vergleichen - nur daß er wohl kein Insekt in der Luft verfolgt. Platzrütteln habe ich niemals beobachtet und halte ich für ausgeschlossen."

	n	Flügelfläche (cm^2)
Columba domestica	1	326
Falco subbuteo	1	409
Apus apus	1	410
Turdus merula	1	491
.Pica pica	5	550
Accipiter gentilis	1	570
.Coloeus monedula	2	617
.Corvus corax	1	625
.Corvus frugilegus	4	626
.Garrulus glandarius	11	634
.Corvus corone	12	664
.Pyrrhocorax graculus	3	731
Buteo buteo	1	733
Pharomachrus mocinno	1	740

Tab.20. Gesamtflügelfläche, bezogen auf 500g-Körpergewicht. Mittelwerte und Zahl der untersuchten Exemplare.

dung einer möglichst kleinen Flugfläche bei entsprechender Steigerung der Schlagfrequenz. Betrachtet man daraufhin die rel. Flügelflächen, so läßt sich erkennen, daß die meisten Rüttler sehr kleine Flügelflächen repräsentieren (Tab.20). Weiter ist in Tab. 18 ersichtlich, daß insbesondere bei der sehr gut aufrüttelnden Taube die Handschwingenlänge stark reduziert ist. Ähnliches, wenn auch nicht ganz so extrem, kann bei Amsel und Elster beobachtet werden. Es wäre denkbar, daß die Verkürzung der Handschwingen in Zusammenhang steht mit der Erhöhung der Schlagfrequenz. Dadurch, daß sich die distalen Teile der Handschwingen passiv in die Anströmrichtung einstellen, können zu lange Schwingen bei verstärktem Richtungswechsel unter Umständen hinderlich wirken.

Eigenartigerweise kommen alle diese Besonderheiten im Flügelbau des Quetzals nicht zum Ausdruck. Seine Flügelform nähert sich in ihren rel. Abmessungen stark der der Rabenkrähe (Tab.18). Unterschiede bestehen nur in zwei Punkten: 1) Die Flugfläche von Pharomachrus erstreckt sich etwas weiter in die Tiefe. 2) Die Handknochen des Quetzals erreichen nicht die Relativlänge wie die

	n	Niederschlagseffekt d.M.pectoralis thoracicus, bezogen auf 5oog-Körpergewicht. (cm³)	Aufschlagseffekt d.einzelnen Muskeln, ausgedrückt in % d.Niederschlagseffektes. M.supracoracoideus	M.deltoideus major pars brevis Hub	Supinator
Apus apus	1	68,5	12,oo	%	%
Columba domestica	1	81,9	11,7o	o,13	o,19
Turdus merula	1	63,o	5,49	o,95	o,5o
Pharomachrus mocinno	1	111,8	4,9o	o,54	o,3o
.Pica pica	5	8o,1	3,56	1,44	o,56
.Pyrrhocorax graculus	3	77,3	2,96	o,86	o,63
.Coloeus monedula	2	1o2,1	2,95	o,98	o,64
.Garrulus glandarius	1o	87,1	2,93	1,44	o,69
.Corvus corax	1	1o8,2	2,82	1,26	o,63
.Corvus corone	12	91,4	2,73	1,27	o,6o
.Corvus frugilegus	4	91,o	2,46	1,14	o,58
Falco subbuteo	1	119,5	1,66	o,3o	o,63
Accipiter gentilis	1	143,7	1,42	o,53	o,81
Buteo buteo	1	98,9	1,42	o,25	1,3o

Tab.21. Aufschlagseffekte (Volumen × Kraftarm) der Mm.supracoracoideus und deltoideus major pars brevis, ausgedrückt in % des Niederschlagseffektes des M.pectoralis thoracicus. Artenfolge nach Hubeffekt des M.supracoracoideus. Mittelwerte.

der Rabenkrähe. Dieses Manko wird durch längere Handschwingen wieder ausgeglichen (Tab.18). Auf diese Weise gleichen sich sowohl die Handflügel- als auch die Gesamtflügellängen beider Arten.- Bemerkenswert ist noch, daß Pharomachrus die größte (!) Flügelfläche aller hier untersuchten Arten besitzt (Tab.2o).

Im Gegensatz dazu weist der Mauersegler, als Vertreter der "Horizontalrüttler", eine sehr kleine Flugfläche auf (Tab.2o). Mit dieser Eigenschaft und die an sie gebundene Konsequenz einer hohen Schlagfrequenz ("Schwirren") weist sich dieser Vogel als guter Rüttler aus. Damit dürften auch schon die Berührungspunkte mit den Aufrüttlern erschöpft sein. Denn die Flügelproportionen des Seglers zeigen das genaue Gegenteil von denen der aufrüttelnden Arten. Während diese die Tendenz nach sehr kurzen Handschwingen und damit auch nach kurzen Handflügeln erkennen ließen, besitzt der Mauersegler mit Abstand die rel.längsten Handschwingen und somit auch den weitaus größten Handflügel (Tab. 18). Das gleiche trifft für die Gesamtflügellänge zu, die von keiner der hier untersuchten Arten erreicht wird. Da man seit den experimentellen Untersuchungen v.HOLST's weiß, welche Bedeutung der L ä n g e eines Flügels im Abschlag für die horizontale Schuberzeugung zukommt, und der Mauersegler eine sehr hohe Fluggeschwindigkeit entwickelt, liegt die Vermutung nahe, daß sich in diesem Vogel zwei Flugtypen vereinigen: einmal, wie gezeigt, der Rüttler und zum anderen der Streckenflieger, dessen günstige Eigenschaft des langen Flügels für eine stärkere Vortriebskraftentfaltung übernommen worden ist. Vielleicht bietet dieser Aspekt eine Erklärungsmöglichkeit für die sehr hohe Geschwindigkeitsentwicklung des Mauerseglers. Zumal wenn man bedenkt, daß dieser Vogel auf Grund seiner Rüttlereigenschaft im Hub auch noch Schub erzeugt. Dadurch wird er hinsichtlich der Vortriebskraftentfaltung innerhalb bestimmter Grenzen, wie sie weiter unten noch abgesteckt werden sollen, den großen Streckenfliegern überlegen, deren Aufschlag ja mehr oder weniger passiv erfolgt (v.HOLST, 1943, S.423).

Um näheres über die Ausbildung der einzelnen Aufschlagsmuskeln zu erfahren, ist es zweckmäßig, ihre berechneten Effekte aus Volumen und Kraftarm in % des Niederschlagseffektes auszudrücken (Tab.21). Dabei läßt sich erkennen, daß mit Zunahme der

Rüttelfähigkeit der M.supracoracoideus eine immer stärkere Entwicklung erfährt, während die des M.deltoideus major pars brevis in demselben Grade abzunehmen scheint. Dies kann soweit führen, daß die pars brevis des letztgenannten Muskels überhaupt nicht mehr ausgebildet wird, wie es z.B.beim Mauersegler der Fall ist (Tab.21). Ich glaube den Grund in Beziehungen zu sehen zwischen Flugcharakter und anatomischem Bau des M.supracoracoideus. Wie erwähnt zeigt dieser Muskel im Gegensatz zur pars brevis des M.deltoideus major einen gefiederten Aufbau, d.h.an eine mittlere Sehne treten von z w e i Seiten Fasern heran. Dies bedeutet eine starke Kraftentfaltung, mit der der Flügel beschleunigt werden kann. Besonders notwendig erscheint mir dies bei Rüttlern, wofür mehrere Gründe angeführt werden können:

1) Durch die dorsale Anströmung des Flügelendes entstehen neben Vortriebs- auch Abtriebskräfte, die den Aufschlag des Flügels stark erschweren dürften (v.HOLST, 1943, S.422). Dabei spielt die Länge des Flügels als Kraftarm für die nach unten gerichteten Kräfte eine entscheidende Rolle. Dieser Effekt stellt für die Flügelhebung einen besonders hohen Anspruch an die Aufschlagsmuskulatur.
2) Als Folge einer verkleinerten Flugfläche muß eine Erhöhung der Schlagfrequenz eintreten. Sie erfordert eine zusätzliche Kraft von der Hubmuskulatur. In vielen Fällen wird dieser Punkt von Punkt 1) nicht zu trennen sein.
3) Beim Mauersegler, als Vertreter der Horizontalrüttler, mag vielleicht noch ein weiterer Faktor hinzukommen. Im Gegensatz zu den Aufrüttlern nutzt er die aus dem Aufschlag gewonnene Luftkraft zur Erhöhung seiner H o r i z o n t a l geschwindigkeit aus. Eine solche Schubwirkung muß aber ausbleiben, wenn die von vorn kommende Anströmgeschwindigkeit die des Flügelaufschlages erreicht oder gar übertrifft, sodaß eine Dorsalanströmung des Handflügels nicht mehr möglich ist. Um diesen Zeitpunkt möglichst weit hinauszuschieben, liegt die Annahme einer starken Entwicklungsförderung des M.supracoracoideus nahe.

Daß mit der Entwicklungszunahme dieses Flügelhebers der andere Hubmuskel mehr oder weniger in den Hintergrund tritt (Tab. 21), scheint die Bedeutung des M.supracoracoideus für einen

k r ä f t i g e n Aufschlag nur zu unterstreichen. Beim M.deltoideus major pars brevis sind für eine solche Funktion nicht die entsprechenden anatomischen Voraussetzungen gegeben. Dies ergibt sich schon aus der Tatsache, wie äußerst unoekonomisch die pars brevis dieses Muskels zur Erzeugung der eigentlichen Aufschlagskraft arbeitet: ein Großteil der Muskelenergie wirkt gegen das Schultergelenk und nur eine kleine Komponente tatsächlich als Hub (Abb.14). Dieser Unterschied in der Wirkungsweise mag vielleicht entscheidend sein in den Wechselbeziehungen zwischen Flugweise und Entwicklungsförderung bzw. -hemmung der einzelnen Hubmsukeln.

2) Sehr hohe Werte im Niederschlag-Aufschlagsverhältnis zeigen die Horizontalflieger mit großem Fortschrittsgrad (Tab.19, 21). Hierher sind der Baumfalk (v.HOLST, 1943, S.425) und wahrscheinlich auch der Habicht zu rechnen. Von diesen Vögeln ist bekannt, daß ihr Aufschlag im schnellen Streckenflug passiv erfolgt (v.HOLST, 1943, S.422). Dadurch wird die Hubmuskulatur entlastet. Das Gegenteil dürfte für den Niederschlagsmuskel zutreffen, da er bei seiner Abschlagsbewegung gegen eine verstärkte, durch die erhöhte Fluggeschwindigkeit verursachte Anströmung anzukämpfen hat. Letztere wird sich besonders stark am distalen Flügelende bemerkbar machen, das während dieser Schlagphase in erhöhtem Maße belastet werden muß (v.HOLST, 1943). Die sehr hohen Niederschlagswerte des Baumfalken und Habichts scheinen dies zu bestätigen (Tab.19). Insgesamt ergeben sich daraus die hohen Verhältniswerte zwischen Niederschlag und Aufschlag (Tab.19).

3) Einen noch größeren Wert als die schnellfliegenden Streckenflieger weist das Niederschlag-Aufschlagsverhältnis des Bussards auf (Tab.19, 21). Doch scheinen hierfür andere Gründe verantwortlich zu sein. Folgende Überlegungen führen zu diesem Schluß:

Da der Bussard mit seinem Wert den des Baumfalken übertrifft, müßte man annehmen, daß Buteo buteo mit einem größeren Fortschrittsgrad als der Baumfalk fliegt. Eine solche Vorstellung widerspricht aber jeglicher Beobachtung des Fluges. Ebenfalls dagegen scheint der Niederschlgseffekt zu sprechen (Tab.19), der wesentlich tiefer liegt als bei der Vergleichsart. Dies dürfte aber nach den obigen Ausführungen bei einem größeren Fortschrittsgrad, also bei verstärkter Anströmgeschwindigkeit, nicht

der Fall sein. Dazu kommt noch der große Unterschied in den rel.Flügelflächen zwischen beiden Arten (Tab.2o): während der Baumfalk die zweitkleinste Fläche aufweist, läßt der Bussard den zweitgrößten Flügel aller hier untersuchten Arten erkennen. Die Bedeutung dieser Tatsache wird einem erst recht bewußt, wenn man bedenkt, daß eine so große Flugfläche von einer unverhältnismäßig kleinen Kraft bewegt wird, wie sie in dem Niederschlagswert des Bussards zum Ausdruck kommt (Tab.19). Infolgedessen wird man kaum von einer hohen Anströmgeschwindigkeit bei diesem Vogel sprechen können.

Diese Unstimmigkeiten lassen sich möglicherweise durch das häufige Segeln erklären. Dadurch wird einmal die große Flugfläche verständlich (Tab.2o). Sie verhilft zur Ausnutzung selbst schwächster Aufströme. Auch die vorwiegend segelnde Alpendohle besitzt eine Fläche in derselben Größenordnung (Tab.2o). Zum anderen erhebt sich die Frage, wie sich eine solche Flugweise auf die Muskulatur auswirken muß. Ähnlich wie bei den schnellfliegenden Streckenfliegern werden bei einem segelnden Vogel die An- und Aufströme das Bestreben haben, den Flügel dorsokaudad zu bewegen. Um dies zu verhindern und um die Strömungen aerodynamisch zu nutzen, muß die Abschlagsmuskulatur aktiviert werden. Aus dieser Überlegung lassen sich zwei Schlüsse ziehen:

a) Die Hubmuskulatur wird b eim Segeln nicht beansprucht.
b) Die Leistungsfähigkeit des Niederschlagsmuskels wird bei diesem Flugtyp bestimmt
   1) durch die Größe der Flugfläche
   2) durch die Anströmgeschwindigkeit, der entsprechend entgegengewirkt werden muß, um eine Flügelhebung zu vermeiden.
   3) durch die herabziehende Wirkung der Körpermasse, die einen Flügelaufschlag verursachen würde. Da sich aber die vorliegenden Vergleichswerte auf ein Einheitsgewicht des Körpers beziehen, kann dieser Punkt außer acht gelassen werden.

Die Anströmgeschwindigkeit segelnder Vögel kann jedoch nicht mit der eines jagenden Baumfalken verglichen werden. Selbst unter Berücksichtigung ihrer großen Flugflächen wird man sagen können, daß der Niederschlagsmuskel beim Segeln nicht in dem Maße beansprucht wird, wie bei schnellfliegenden Streckenfliegern. Unter

der Voraussetzung physiologischer Gleichwertigkeit würde dies nicht nur den niedrigen Abschlagseffekt des Bussards erklären, sondern fände zugleich eine Bestätigung in dem noch geringeren Niederschlagswert der fast ausschließlich segelnden Alpendohle (Tab.19). Es fällt auf, daß dieser Wert den niedrigsten aller hier untersuchten Corviden darstellt.

Die Forderung nach einer Entlastung der Aufschlagsmuskulatur beim Segelflug gründet sich nicht nur auf theoretischen Überlegungen. Sie findet eine Stütze in einer Angabe von W.A.FORBES in R.W.SHUFELDT's "Myology of the Raven" (189o) über die starke Reduzierung des M.supracoracoideus bei den a u s s c h l i e ß - l i c h segelnden Albatrossen. Es heißt dort, daß dieser Muskel "in the Albatrosses is unusually short and broken up into four quite separate parts, which unite before passing in the shoulder-pulley."

) Zwischen den rüttelnden Arten und den schnellen Streckenfliegern mit großem Fortschrittsgrad liegen Horizontalflieger, die nicht so hohe Fluggeschwindigkeiten erreichen (Tab.19, 21). Ihre Werte erklären sich als Übergangsstufen zwischen den beiden Extremen Rütteln und Schneller Streckenflug. Denn mit Zunahme der Anströmgeschwindigkeit wird die Bedeutung des aktiven Aufschlages immer stärker abnehmen und die Niederschlagskraft in steigendem Maße beansprucht.

4) M. coraco-brachialis posterior

Hinsichtlich der Funktion dieses Muskels sind zwei Möglichkeiten zu erörtern:

) Der Muskel wirkt supinierend auf die Flügelstellung, wobei er nebenbei den Humerus adduziert.

) Der Muskel wirkt auf die Stellung der Körperlängsachse, die er in pronatorischem Sinne zur Flugfläche, in die Horizontallage oder noch darüber hinaus (nach vorn-unten) zu drehen versucht.

ine Entscheidung auf der Ebene der Variabilitätszu- oder -abnahme onnte nicht herbeigeführt werden. Dazu liegen die Verhältnisse zur rfassung der einzelnen Faktoren zu kompliziert. Obwohl sich alle

Abb.28. Flugphasen einer an-und auffliegenden Eule. Nach einer Photographie von KIRKPATRICK/Bildpost.

Abb.29. Landender Turmfalk mit steil aufgerichteter Körperlängsachse. Nach einer Photographie von A.A.ALLEN aus E.OEHMICHEN in P.P.GRASSE "Traite de Zoologie" Tom XV,1950. Geringfügig verändert.

bisherigen Untersucher der Flugmuskulatur der Vögel stets für die Supinationswirkung des Muskels ausgesprochen haben, wobei allerdings zu bemerken ist, daß die zweite Möglichkeit noch n i e erörtert worden ist, so zwingen mich doch einige Überlegungen und Tatsachen dazu, anzuregen, dem zweiten Punkt größere Aufmerksamkeit zu schenken und ihn einmal gründlich zu überprüfen. Veranlassung zu diesem Hinweis geben mir folgende Gedanken und Beobachtungen:

1) Wenn man sich einen fliegenden Vogel vorstellt, bei dem die Flügel durch ihre Aktivität Auf- und Vortriebskräfte erzeugen, um das Tier der Erdanziehung zu entreißen, die Schwerkraft aber weiter auf den Körperrumpf wirkt, diesen also im Schultergelenk supinierend nach unten dreht, so muß man, um das gewohnte Flugbild zu erhalten, eine der Schwere entgegen gerichtete Kraft fordern.

   Hierzu sei einiges über die Lage des Körperschwerpunktes erwähnt. Nach den experimentellen Untersuchungen von K.ZIMMER (1935) lag bei allen behandelten Arten (11 aus verschiedenen systematischen Gruppen) der Schwerpunkt fast ausnahmslos im Herzen oder in dessen Nähe, also um die Mitte der Sternumlänge und somit kaudal vom Schultergelenk.

2) Es ist allgemein bekannt, daß die Flugfläche beim Aufschlag nach hinten (kaudad) geführt wird und während des Niederschlages eine entsprechend kranialwärts gerichtete Bewegung erfährt (Abb. 28, Phase 4). Damit pendelt auch der Flächendruckpunkt hin und her, und müßte gegenüber dem festliegenden Körperschwerpunkt ein Schaukeln des Rumpfes verursachen. Dies widerspricht jedoch jeder Beobachtung und verlangt nach Kräften, die solche Unregelmäßigkeiten aufzufangen imstande sind.

3) In Abb.28 werden verschiedene Flugphasen einer an- und auffliegenden Eule gezeigt. Die Aufnahme ist deshalb von besonderem Interesse, weil sie zeigt, innerhalb welch kurzer Zeit Richtungsänderungen der Rumpflängsachse von nicht unbeträchtlichem Ausmaß möglich sind. Allein schon diese Tatsache läßt aktive Muskelkräfte zur Beeinflussung der Körperstellung vermuten. Kann die Körperaufrichtung beim Übergang von Phase 2 zu 3 eventuell noch durch die von vorn kommenden und auf den erhobenen Schwanz wirkenden Anströmkräfte erklärt werden (obgleich dies m.E. in dem Grade nicht der Fall sein dürfte), so muß eine solche Deu-

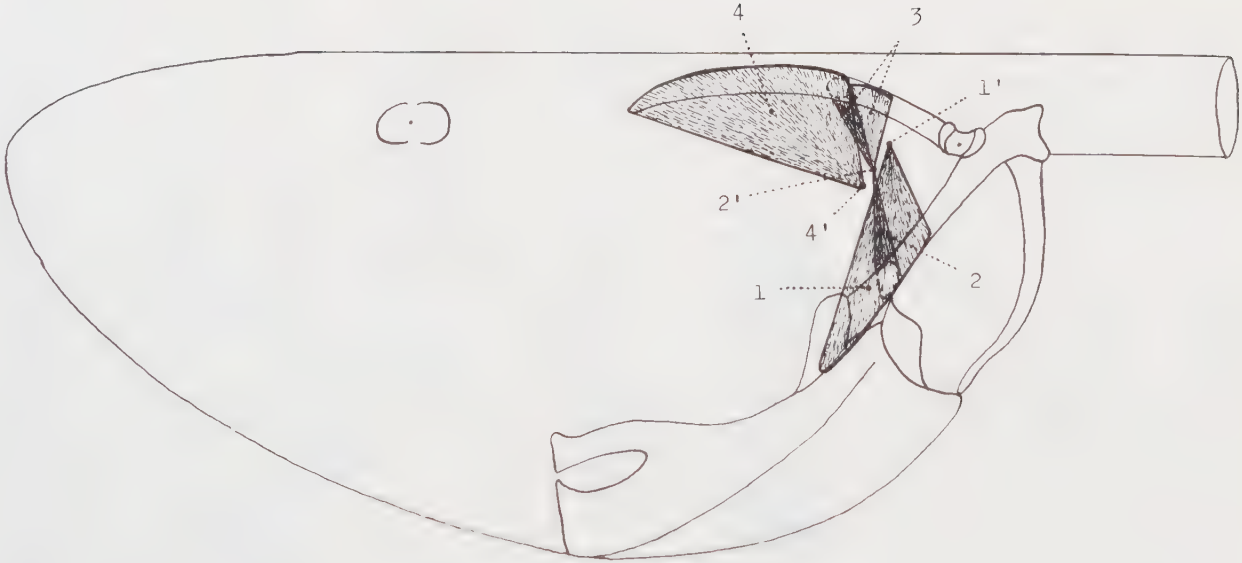


Abb.30. Brust-und Schultergurtellage von Pyrrhocorax graculus bei horizontal gehaltener Wirbelsäule. Zeigt alle Muskeln, die zusammen mit der Schwerkraft die Rumpflängsachse des fliegenden Vogels bestimmen konnten. 1= M.coraco-brachialis posterior. 2= supinierender Teil des M.subcoraco-scapularis, 3= sein Pronationsteil. 4= M.scapulo-humeralis posterior. 1',2',4'= die Insertionspunkte der entsprechenden Muskeln am Humerus, der in max. Pronationsstellung angenommen wurde.

tungsmöglichkeit für die Körperhaltungen eines landenden Turmfalken (Abb.29) wie auch der auffliegenden Eule in Abb.28 (Phase 5) völlig versagen. Demnach ist die steil aufgerichtete Rumpflängsachse lediglich auf Einwirkung bzw.Nachlassen einer Muskelkraft zurückzuführen, da sie sich auf keinen Fall durch entsprechende Relationen zwischen Körperschwerpunkt und Flächendruckpunkt erklären läßt. Gibt es also eine Muskelkraft, die die Körperlängsachse aufrichtet, so liegt es nahe, eine ähnliche Kraft für die Ausrichtung der Rumpflage in die Horizontalebene zu fordern.

4) Zur Erfüllung der geforderten Funktion müssen an den in Frage kommenden Muskel folgende Bedingungen gestellt werden:

a) er muß eine Verbindung zwischen Rumpf und schwingendem Flügel herstellen.

b) er muß am toten, vor einem liegenden Vogel supinierend auf den Flügel wirken.

Nach Überprüfung verschiedener Muskeln gelangte ich zur Überzeugung, daß auf Grund der äußerst günstigen anatomischen Lage kein Muskel einer solchen Funktion besser gerecht werden könnte, als M.coraco-brachialis posterior und vielleicht auch der supinierende Teil des M.subcoraco-scapularis (Abb.3o).

5) Diese Vermutung bestätigte sich an einer in Gefangenschaft verendeten Alpendohle, u.zw. auf folgende Weise: Der Vogelkörper wurde zwischen zwei gleichhohe Tische gebracht, die Flügel ausgebreitet und mit den Flächen auf den Platten befestigt. Infolge der Totenstarre zeigte der Rumpf die uns von Streckenfliegern bekannte Horizontallage. In dieser Stellung konnte die Wirkung des M.coraco-brachialis posterior auf die Körperlage dadurch recht anschaulich demonstriert werden, daß der auffallend straff angespannte Muskel durchtrennt, und die Auswirkung auf die Körperlängsachse beobachtet wurde. Es ergab sich, daß sich nach seiner Durchtrennung die Körperlängsachse stark nach hinten-unten senkte. Da es mir seither an Material zur weiteren Überprüfung mangelte, wäre es wünschenswert, zum Beweis der erörterten Funktion des M.coraco-brachialis posterior ähnliche Untersuchungen auf eine größere Anzahl von Arten auszudehnen und den Grad der Längsachsensenkung festzustellen.

Zusammenfassung

Von Corvus corax, C.corone, C.frugilegus, Coloeus monedula, Pica pica, Garrulus glandarius, Pyrrhocorax graculus wurden die folgenden Flügelmuskeln und ihre intraspezifische Variabilität vergleichend anatomisch beschrieben: M.deltoideus propatagialis, M.pectoralis thoracicus, M.supracoracoideus, M.biceps brachii, M. deltoideus major, M.coraco-brachialis posterior.

Aus anatomischer Sicht ergeben sich einige Hinweise auf vermutlichen funktionellen Zusammenhang zwischen Ausprägungsgrad einzelner Muskeln und Flugweise.

Die Pars longa des M.deltoideus propatagialis zeigt eine Entwicklungszunahme vom Segelflieger über die Rüttler zum Streckenflieger mit hoher Fluggeschwindigkeit. Die Pars brevis des M.delt. prop. zeigt eine Entwicklungszunahme vom Streckenflieger zum Rüttler. Anscheinend wirken Faktoren wie hohe Fluggeschwindigkeit, großer Anstellwinkel, große Propatagialfläche, die der Entwicklung der Pars longa förderlich sind, entgegengesetzt auf die Ausbildung der Pars brevis.

Beim M.biceps brachii zeigt sich eine Entwicklungszunahme vom Segler und Rüttler zum Streckenflieger. Mögliche Zusammenhänge werden diskutiert.

Bei den Mm.pectoralis thoracicus, supracoracoideus und deltoideus major (pars brevis) erscheint das Verhältnis des Niederschlagseffektes zum Aufschlagseffekt klein bei Rüttlern mit aktivem Flügelaufschlag und groß bei schnellen Streckenfliegern mit der Tendenz zu passivem Aufschlag und bei Seglern. Zunahme der Rüttelfähigkeit geht mit stärkerer Ausbildung des M.supracoracoideus einher, bei gleichzeitig abnehmender Entwicklungstendenz des M.deltoideus major pars brevis.

Einige Überlegungen führen zu der Vermutung, die Funktion des M.coraco-brachialis posterior nicht in der Supination des Flügels zu sehen, sondern in der Ausrichtung der Körperlängsachse in die Horizontallage.

L i t e r a t u r

AHLBORN, F. (1921): Der Segelflug. Ber.u.Abh.d.Wissenschaftl.Ges. f.Luftfahrt. München, Berlin. Nr.5.

BAUMEL, J.J. (1953): Individual variations in the White-necked Raven. Condor 55: 26-32.

BETZ, A. (192o): Tragflügeltheorie. Ber.u.Abh.d.Wissenschaftl.Ges. f.Luftfahrt. München, Berlin. Nr.2.

BETZ, E. (1959): Untersuchungen über die Korrelation der Flugmechanismen bei den Chiropteren. Zool.Jhrb.Abt.Anatomie 13.

BODENSTEIN, G. (1956): Über den Flug von Kleinvögeln. Orn.Mitt.8: 2o8-2o9.

BÖKER, H. (1927): Die biologische Anatomie der Flugarten der Vögel und ihre Phylogenie. J.f.Orn.75, 2: 3o4-371.

COOMBS, C.J.F. (196o): Oberservations on the Rook (Corvus frugilegus) in Southwest Cornwall. Ibis 1o2, 3.

DEMOLL, R. (193o): Die Flugbewegungen bei großen und kleinen Vögeln. Z.f.Biologie 9o, 3: 199-23o.

DINNENDAHL, L. u. KRAMER, G. (1957): Über größenabhängige Änderungen von Körperproportionen bei Möwen. J.f.Orn.98, 3: 282-312.

DODDS, G.S. (1932): Eine Notiz über den Segelflug von Truthahngeiern. Science 75: 437.

DROST, R. (1933): Die Stoppuhr als Hilfsmittel beim Ansprechen fliegender Vögel. Vogelzug 4: 32-33.

FISHER, H.I. (1945): Flying ability and the anterior intermuscular line of the Coracoid. Auk 62: 125-129.

---- (1946): Adaptations and comparative anatomic studies of the locomotions of the New World Vultures. Americ.Midl. Nat. 35, 3.

---- (1956): Apparatus to measure forces involved in the landing and taking off of birds. Americ.Midl.Nat. 55: 334-342.

---- (1956): The landing forces of domestic pigeons. Auk 73 : 85-1o5.

FOCKE, H. u. SCHACK, W. (1937): Wunder des Möwenfluges. H.Bechold Verlag, Frankfurt a.M.

FÜRBRINGER, M. (1888): Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. Amsterdam.

GADOW, H. (1891): Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. VI, Vögel. Leipzig.

GRAHAM, R.R. (193o u. 1932): Safety devices in wings of birds. British Birds 24, 1,2,3, und J.of the Royal Aeronautical Society 36, 253.

GROEBBELS, F. (1956): Bemerkungen über den aerodynamischen Bauplan und die Flugweise vom Eisvogel (Alcedo atthis ispida) und Mauersegler (Micropus apus). Orn.Mitt.8: 28-3o.

HOLST, E.von (1933): Der dynamische Segelflug. J.f.Orn.81.

--- u. KÜCHEMANN, (1941): Biologische und aerodynamische Probleme des Tierfluges. Naturw. 29.

--- (1943): Künstliche Vögel. J.f.Orn.91, 4: 4o6-447.

IDRAC, P. (1932): Experimentelle Untersuchungen über den Segelflug. München, Berlin.

KIPP, F.A. (1959): Der Handflügel-Index als flugbiologisches Maß. Vogelwarte 2o, 2: 77-86.

--- (1961): Zur Flugbiologie von Mauersegler und Wiedehopf. J.f.Orn.1o2, 3: 273-28o.

KLEINSCHMIDT, A. (195o): Das Flugvermögen der seglerartigen Vögel. Syllegomena Biologica.

LILIENTHAL, G. (1917): Der Einfluß der Flügelform auf die Flugart der Vögel. Sitzungsber.d.Ges.nat.Freunde. Berlin. Nr.4.

LILIENTHAL, O. (191o): Der Vogelflug als Grundlage der Fliegekunst. München.

LORENZ, K. (1933): Beobachtetes über das Fliegen der Vögel und über die Beziehungen der Flügel- und Steuerform zur Art des Fluges. J.f.Orn.81: 1o7-236.

MARINELLI, W. (1929): Über die Bedeutung des Flugvermögens der Tiere. Biologia generalis 5, 1.

MEINERTZHAGEN, R. (1921): Some preliminary remarks on the velocity of migratory flight among birds, with special reference to the palaearctic region. Ibis 11, 3: 228-238.

--- (1955): The speed and altitude of bird flight. Ibis 97 : 81-117.

MEUNIER, K. (1951): Korrelation und Umkonstruktion in den Größenbeziehungen zwischen Vogelflügel und Vogelkörper. Biologia generalis 19: 4o3-443.

MILLER, C. (1923): A study of the flight of Sea Gulls. Condor 25.

NIMFÜHR, R. (1915): Der Segelflug der Vögel und seine mechanische Nachahmung. Flugsport 11. Frankfurt a.M.

OEHME, H. (1958): Die Landung der Vögel. Beitr.z.Vogelkunde 6, 4.

--- (1959): Untersuchungen über Flug und Flügelbau von Kleinvögeln. J.f.Orn.1oo, 4: 363-396.

OEHMICHEN, E. (195o): Le Vol des Oiseaux. In P.P.GRASSE: Traite des Zoologie, t.15, Oiseaux. Paris.

PÄTAU, K. (1943): Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen. Biol.Ztrlblatt 63.

SHUFELDT, R.W. (189o): The Myology of the Raven. London, New York.

--- (19o9): Osteology of birds. Albany (New York).

STEGMANN, B.K. (1953): Besonderheiten in den Flugeigenschaften bei Perdix, Alectoris, Tetraogallus. Zoolog.Journal Moskau 32, 4.

--- (1955): Besonderheiten in den Flugeigenschaften der Rabenvögel.Der Falke 4.

--- (1962): Die verkümmerte distale Handschwinge des Vogelflügels. J.f.Orn.1o3, 1: 5o-85.

STOLPE, M. (1935): Colymbus, Hesperornis, Podiceps: ein Vergleich ihrer hinteren Extremität. J.f.Orn.83.

--- u. ZIMMER, K. (1939): Der Vogelflug. Leipzig.

--- (1939): Der Schwirrflug des Kolibri in Zeitlupenfilm. J.f.Orn.87: 136-155.

STRESEMANN, E. (1927/34): Aves, in Hdb.d.Zoologie KÜKENTHAL-KRUMBACH, Bd.VII. Leipzig, Berlin.

--- u. ZIMMER, K. (1932): Über die Frequenz des Flügelschlages beim Schwirrflug der Kolibris. Orn.Mtsber. 4o, 5: 129-133.

SY, M. (1936): Funktionell-anatomische Untersuchungen am Vogelflügel. J.f.Orn.84: 199-296.

WEBER, E. (1948): Grundriß der biologischen Statistik. Jena.

ZIMMER, K. (1935): Experimentelle Schwerpunktsbestimmung an Vögeln. Sitzungsber.d.Ges.nat.Freunde. Berlin.

--- (1943): Der Flug des Nektarvogels (Cinnyris). J.f.Orn.91 : 371-387.

Lebenslauf.

Am 4.Juni 1927 wurde ich als Sohn evangelischer Eltern in Osnabrück geboren. 1933 kam ich in die Volksschule in Ulm a.D. und besuchte anschließend bis 1938 die dortige Oberrealschule. Nach dem Besuch entsprechender Schulen in Wien, Münster i.W. und Osnabrück in den folgenden Jahren, bestand ich 1947 die Reifeprüfung an der Oberrealschule in Coburg. Aus finanziellen Gründen war vorerst an ein Studium nicht zu denken, da zunächst mein Bruder studieren sollte. In dieser Zeit hatte ich enge Berührungen mit der Natur und ihrer Lebewelt, die mich zur Erweiterung meiner Kenntnisse dazu führten, am Coburger Naturwissenschaftlichen Museum zu arbeiten. Seit dem Wintersemester 1952/53 habe ich mich insbesondere dem Studium der Zoologie, Botanik und Chemie an der Münchener Universität gewidmet.